REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 279
Tome 58, nº 6 — Février 1951

ZOOLOGISCHE ANSTALT DER UNIVERSITÄT BASEL
Vorsteher: Prof. Dr. A. PORTMANN.

Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel (*Turdus merula* L.) und beim Star (*Sturnus vulgaris* L.)

von

Rudolf GÖHRINGER

Mit 47 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Einleitung 280
Material 281
Methode und Begriffe 282
Vergleichend-morphologischer Teil 284
I. Der Ramus 284
1. Die Ramusinsertion 285
2. Der Abstand der Rami 286
3. Der Winkel Ramus-Schaft 289
4. Umschlagsfedern 290
II. Die Radien 291
1. Die Dunenradien 291
2. Die Spiessradien 296
3. Die Haken-und Bogenradien 299

Seite

III. Die Verteilung der Haken- und Bogenradien in Abhängigkeit von verschiedenen Körperregionen 307

IV. Der Afterschaft 310

V. Die Pigmentierung 322

1. Dunenteil 323
2. Fahnenteil 324

Experimenteller Teil 333

Rupfversuche (Material, Methode, Beschreibung der Versuche)

a) Versuche an der Amsel 342
b) Versuche am Star 345
c) Versuche am Wellensittich 346

Diskussion der Ergebnisse 348
Zusammenfassung. 354
Literaturverzeichnis 356

EINLEITUNG

Das Thema dieser Untersuchung ergibt sich aus der Tatsache, dass von einer einzigen Federanlage, mit ihrem während des ganzen Lebens embryonal bleibenden Gewebe, im Laufe des postembryonalen Daseins verschieden strukturierte und gefärbte Federn erzeugt werden können. Im einfachsten Falle wird ein Dunenkleid des Nesthockers oder Nestflüchters durch ein Jugendkleid ersetzt, während dieses seinerseits wieder vom Adultkleid des geschlechtsreifen Tieres abgelöst wird. Meist aber sind die Verhältnisse viel verwickelter, indem innerhalb der drei genannten Federformen nochmals einzelne Federgenerationen, z. B. zweites Jugendkleid, Sommer--Winterkleid usw., auftreten können.

Die morphologischen Arbeiten befassen sich einerseits mit der Allgemeinstruktur und den Spezialbildungen der Adultfedern (Elsässer 1925, Sick 1937) usw. anderseits mit den embryonalen und postembryonalen Pteryloseverhältnissen. Dabei wird im Allgemeinen mit dem Vorhandensein des Teleoptils die adulte Stufe als erreicht betrachtet. Die verschiedene Ausbildung dieser ersten „adulten“ Federgeneration, d. h. der Juvenilfeder, wird im

Vergleich zu den folgenden deshalb nur nebenbei gestreift und als auffällige Unterschiede der Juvenilfeder gegenüber einer Adultfeder ihre andersgeartete Pigmentierung und ihre lockere, einfachere Struktur erwähnt. Die eingehendere Prüfung dieser Unterschiede, d. h. das Verhältnis von Juvenil- zu Adultfeder ergibt das Thema für die vorliegende Arbeit.

Im Zusammenhange mit dieser Fragestellung lassen sich zwei grosse, verschiedene Problemkreise unterscheiden:

1. Welches sind die morphologischen Unterschiede zwischen der Juvenil- und Adultfeder ?

Es kann auf diese Frage nur eine Antwort gegeben werden, indem man die entsprechenden Teile der einzelnen Federn des Jugend- und Adultkleides miteinander vergleichend morphologisch betrachtet.

2. Zu welchem Zeitpunkt kann das Federblastem erstmals eine Adultfeder bilden ?

Es wird also experimentell die Generationsfolge der Federn untersucht. Aus der Literatur sind verschiedene Vögel, z. B. Raubvögel bekannt, die mehrere Jugendkleider besitzen, während bei andern nur ein einziges Juvenilkleid vorkommt. Es stellt sich nun die Frage, ob bei den letztgenannten Formen ebenfalls Zwischenstufen auftreten könnten, die aber infolge Fehlens einer natürlichen Mauser normalerweise nicht zur Ausbildung gelangen.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. Portmann, Vorsteher des Zoologischen Institutes in Basel, für seine wohlmeinenden Ratschläge und die umsichtige Leitung dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

MATERIAL

Zu den Untersuchungen wurden bei uns weit verbreitete Formen aus der Ordnung der Passerinen herangezogen. Als Material dienten die Federn der Amsel (*Turdus merula* L.) und vom Star (*Sturnus vulgaris* L.). Bei der Wahl der Arten musste auch berücksichtigt werden, dass die Formen leicht erhältlich und ohne grosse Schwierigkeiten in Gefangenschaft gehalten werden konnten, da eng mit den morphologischen Untersuchungen auch solche über

die Entwicklungsphysiologie der Feder verknüpft sind. Ein Teil der Staren wurde am 12—14. Postembryonaltag aus Nistkästen in den Anlagen von Basel und Umgebung ausgenommen und am hiesigen Institut aufgezogen. Der andere stammte aus der Gegend des Baldeggersees. Sie wurden mir freundlicherweise von Herrn J. Bussmann aus Hitzkirch zugeschickt. Es sei ihm hier mein bester Dank ausgesprochen.

Als zweites Versuchstier kam die Amsel in Frage. Die für die Untersuchungen benötigten Tiere stammten alle aus der Gegend von Basel. Im Alter von 9—13 Tagen wurden sie den Nestern entnommen und wie die Staren aufgezogen. Neben dem gewöhnlichen Fleischfutter erhielten die Tiere, um einer Avitaminose vorzubeugen, alle zwei Tage Nestrovit und Knochenmehl. Die Fütterungszeiten wurden den natürlichen Verhältnissen möglichst genau angepasst, um ein normales Wachstum der Versuchstiere zu erreichen.

METHODE UND BEGRIFFE

Die Federn wurden aus den verschiedenen Körperregionen mit einer Pincette gerupft, zur Reinigung in mehrmals gewechseltem Alkohol geschüttelt und anschliessend zum Entfernen der letzten Verunreinigungen und zum schnellen Trocknen mit Schwefeläther behandelt. Um eine möglichst genaue Übersichtszeichnung der Gesamtfeder zu erhalten, wurde sie einzeln auf einen Objektträger gebracht und mit einem Deckglas bedeckt. Als Befestigungsmittel für die Deckgläser benützte ich eine Mischung von Colophonium und wasserfreiem Wollfett. Diese Mischung hat den Vorteil, dass sie bei gewöhnlicher Zimmertemperatur sehr hart ist, bei höherer Temperatur dünnflüssig wird und nach dem Erkalten aber sofort wieder erstarrt. Diese, nur in Luft eingebetteten Federn, wurden in einen photographischen Vergrösserungsapparat gelegt, und es war ein Leichtes, den einzelnen Rami nachzufahren und so ein genaues, vergrössertes Bild der Feder zu erhalten. Für die Untersuchung der Radien wurden die Rami unter einer binokularen Lupe einzeln abgetrennt und wechselweise Dorsal-Ventralseite nach oben unter Deckgläser gebracht. Auch hier wurde kein

Einschlussmittel verwendet, weil die zwei in Frage kommenden, Glyceringelatine und Canadabalsam, sich als ungünstig herausstellten. Für die Untersuchung der Färbungsverhältnisse dagegen wurden die Radien in Canadabalsam eingelegt. Da dieser beinahe den gleichen Brechungsindex wie das Keratin besitzt (Canadabalsam n = 1,54, Keratin n = 1,52), verschwindet der Umriss der Radien fast ganz und es tritt dafür sehr deutlich die Pigmentierung durch das Melanin hervor.

In der älteren Literatur wurden für die einzelnen Teile der Feder verschiedene Namen gebraucht, so dass es oft nicht leicht ist, sich zurecht zu finden. STRESEMANN machte 1929 den Vorschlag, die verschiedenen Teile, soweit es geht, neu und eindeutig für alle Formen gleich zu benennen. Da diese Nomenklatur sehr klar ist, verwende auch ich die dort angegebenen Bezeichnungen in meiner Arbeit (Fig. 1).

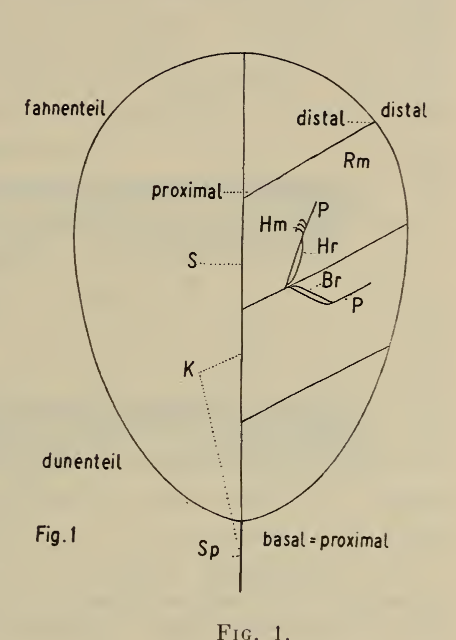


FIG. 1.
Schema einer Konturfeder. Br Bogenradius = Proximalradius, Hr Hakenradius = Distalradius, K Kiel, P Pennulum, S Schaft, Sp Spule.

Das Mittelstück der Feder wird als Kiel (Scapus) bezeichnet. Es zerfällt in einen kurzen Anfangsteil, die Spule. Sie sitzt im Federfollikel, ragt nur wenig über die Hautoberfläche und ist von jeglichen Anhängen vollkommen frei. Daran anschliessend beginnt der eigentliche Schaft, die Rhachis. Von ihm gehen, je nach Art und verschiedener Entfernung von der Federbasis, in verschiedenen Winkeln die Rami (sekundäre Kiele) ab. Die Rami ihrerseits tragen wiederum Fortsätze, die Radien (Fasern). An den Radien können eine breite Basallamelle mit ventralen Zähnen und ein schmales fadenförmiges Endstück, das Pennulum mit Haken und Fortsätzen, unterschieden werden. Die gegen die Basis des Ramus gerichtete Seite der Basallamelle ist oft verdickt und wird als

dorsale Kante bezeichnet. Ihr gegenüber, nach der Ramusspitze weisend, liegt die flache, oft unregelmässig verlaufende ventrale Kante. Die Spule bildet die Basis, die Spitze das distale Ende einer Feder. Es wird alles, was nach der Basis gerichtet ist, als basal oder proximal (z. B. die Bogenradien = Proximalradien), alles nach der Spitze weisende als distal (z. B. die Hakenradien = Distalradien) bezeichnet. Daneben wird mit proximal und distal auch die Entfernung der einzelnen Radien an den verschiedenen Rami von deren Insertionsstelle am Schaft angegeben. Man kann daher von proximalen Distalradien wie von distalen Proximalradien sprechen. Die gegen die Körperoberfläche gerichtete, konkave Seite der Feder heisst die Ventralseite, die vom Körper wegweisende, konvexe, die Dorsalseite.

Zur Feder als Ganzem sei bemerkt, dass unter Juvenil- und Adultfeder immer die ausgewachsene Konturfeder verstanden wird. Es wird mit diesen Bezeichnungen einerseits die Entstehungszeit und anderseits die Federstruktur ausgedrückt: d. h. vor der Juvenilmauser gebildet, juvenil, Jugendkleid, oder nach dieser adult, Adultkleid. Wie später gezeigt wird, können neben dem Normalfall experimentell noch Extrafedergenerationen erzeugt werden. Die Federn dieser Kategorie werden ihrer Zwischenstellung wegen als Umschlagsfedern bezeichnet.

Die Zeichnungen wurden von Fräulein S. Baur ausgeführt. Es sei ihr hier bestens gedankt. Ebenso bin ich Herrn Professor Dr. F. Bürki für seine Unterstützung bei der Herstellung der Federphotographien zu grossem Dank verpflichtet.

VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHER TEIL

I. Der Ramus.

Betrachtet man nebeneinander eine gleich grosse juvenile und eine adulte Feder, so fällt von blossem Auge der lockere Bau der Juvenilfeder sofort auf. Diese Tatsache ist rein makroskopisch zu sehen und kann daher primär nichts mit den Radien zu tun haben, da diese bei den untersuchten Formen infolge ihrer Kleinheit nicht ohne Lupenvergrösserung deutlich zu sehen sind. Es muss dieser

Unterschied also mit der Anzahl der Rami und deren Abstände im Zusammenhang stehen.

1. *Die Ramusinsertion.*

Bei den Untersuchungen, die im Zusammenhang mit der Federmorphologie gemacht wurden, schenkte man der Insertion des Ramus am Schaft keine Beachtung. Es sind sehr viele Zeichnungen und Beschreibungen der Gesimsbildung der Radien bei verschiedenen Formen und damit auch Querschnitte von Rami vorhanden. Über die Insertion des Ramus hingegen bestehen nur

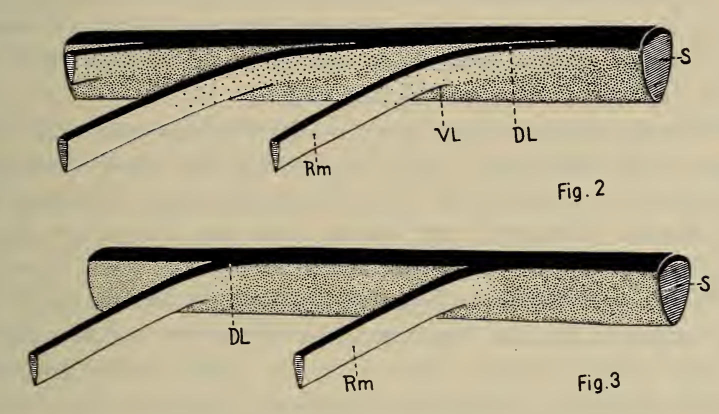


FIG. 2. Insertion des Ramus am Schaft. Adultfeder. — FIG. 3. Insertion des Ramus am Schaft. Juvenilfeder. Dl dorsale Leiste, Rm Ramus, S Schaft, Vl ventrale Leiste.

wenige Angaben. SICK (1937) erwähnt diese merkwürdige Tatsache in seiner Arbeit und beschreibt auf Seiten 341—346 die Insertion der Rami bei den Schwingen von *Gyps* und *Campylopterus.* Einige Seiten vorher gibt er zur Erklärung und Verbesserung der Zeichnung von PYCRAFT im Handbuch von STRESEMANN ein Schemabild der Stellung von Radien, Ramus und Schaft zueinander. Beim Ausmessen der Ramusabstände fiel mir bei den Amselfedern ein Unterschied von juvenil und adult in Bezug auf die Insertion der einzelnen Rami auf. Da keine genaueren Zeichnungen darüber bestehen, soll zuerst davon die Rede sein. Sehr eindrücklich sind die Verhältnisse der Brustfeder einer adulten Amsel (Fig. 2).

In einem spitzen Winkel zur stark pigmentierten dorsalen Kante des Schaftes verläuft lateral die ebenfalls pigmentierte

obere Kante des Ramus. In ihrem basalen Teil ist sie samt dem Ramus mit der Seite des Schaftes verwachsen und tritt als sehr deutliche dorsale Leiste auf. Die ventrale Kante des Ramus ist viel dünner und die Leiste, die sie am Schaft bildet, sehr kurz. Beim juvenilen Ramus (Fig. 3) ist die dorsale Leiste nicht so stark ausgeprägt und kürzer. Die ventrale Leiste tritt noch gar nicht in Erscheinung. Sehr klar sind diese Verhältnisse zu sehen, wenn man senkrecht von oben auf die Feder blickt. Die Rami des Dunenteils biegen ein kleines Stück, nachdem der Schaft verlassen ist, in einem grösseren Winkel von der eigentlichen Richtung, die sie durch das basale Stück erhalten, ab und kommen so beinahe rechtwinklig zum Schaft zu stehen. Bei den Rami im Fahnenteil ist dieser Knick nicht oder nur ganz schwach vorhanden, so dass diese viel steiler zum Schaft stehen.

Vergleicht man nun die für die Brustfedern geltenden Verhältnisse mit denjenigen von Sick beschriebenen einer Schwinge, so fällt der Unterschied sofort auf. Während bei der Schwinge mit der grösseren Belastung der Rami auch ihre Veränderung am Schaft durch Haupt- und Nebenrippen verstärkt wird, sind die Verhältnisse bei der Brustfeder, die ja keinem Druck durch die Luft ausgesetzt ist, viel einfacher. Die Hilfsrippe und die basale, halsartige Einschnürung fehlen. Da die Rami einen grösseren Abstand aufweisen, laufen die einzelnen Rippen nicht parallel nebeneinander wie in Abbildung 84 bei Sick zu sehen ist. Die Rippen sind vielmehr schon mit der dorsalen Kante verschmolzen, wenn die nächste Rippe erscheint. Würde man aber die Feder so zusammenstauchen, dass die Abstände zwischen den einzelnen Rami kleiner würden, so liefen die Rippen ebenfalls nebeneinander parallel.

2. *Abstand der Rami.*

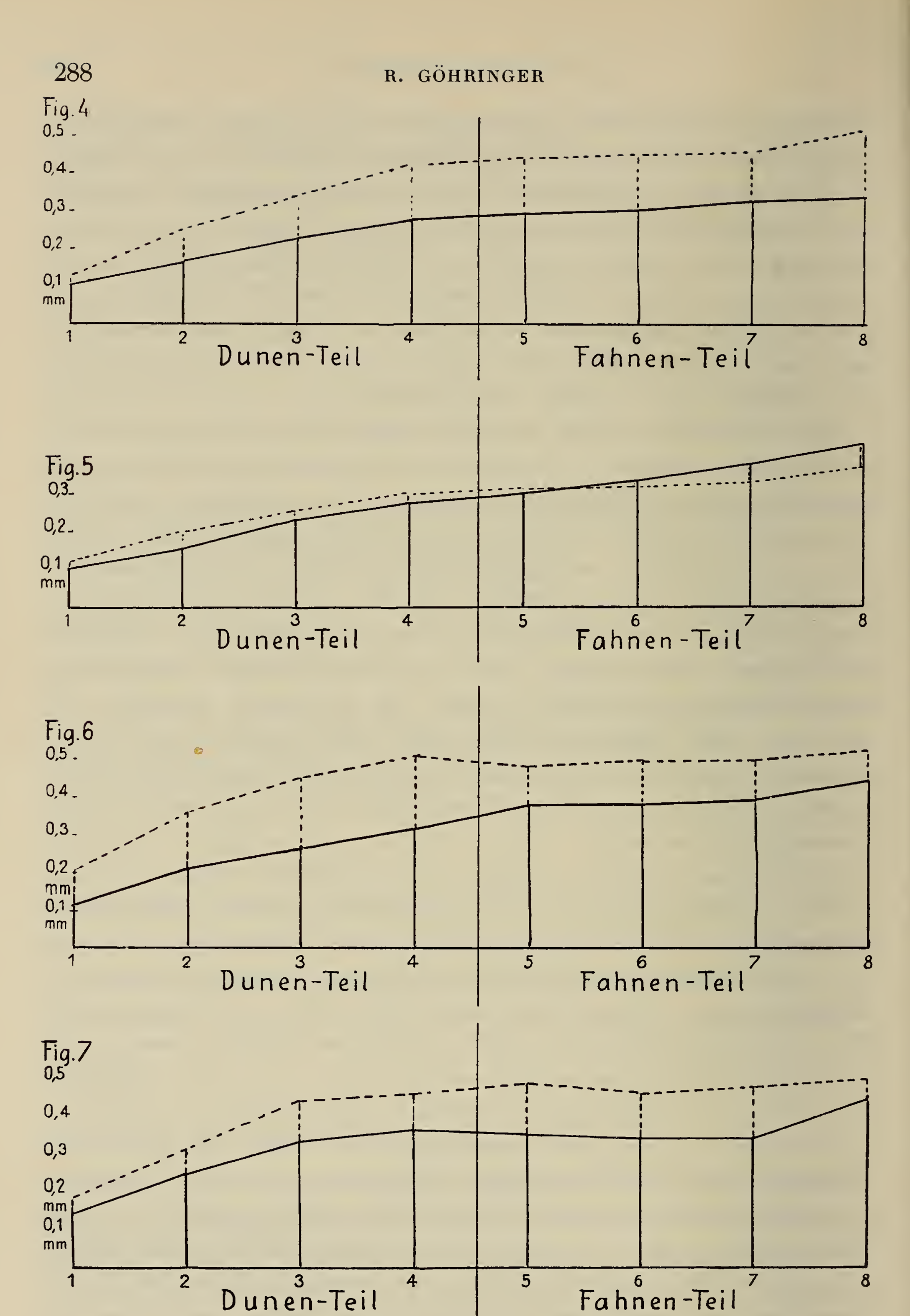
Obwohl die Literatur über die Federmorphologie sehr zahlreich ist, so wurde diese Frage des Ramusabstandes nur selten behandelt. Hempel (1931) befasst sich in seiner Arbeit nur mit der Verteilung von Haken- und Bogenradien bei Federn verschiedener Körperregionen. Über die Abstände der einzelnen Rami bei den verschiedenen Federn stellte er keine Untersuchungen an. Bei einigen Zeichnungen seiner Arbeit sind ganz vage und undeutlich gewisse Unterschiede zu erkennen. Die natürliche Länge oder der Ver-

kleinerungsmasstab der Zeichnungen sind nirgends angegeben, so dass ein Vergleich untereinander nicht möglich ist. SICK (1937, S. 343) erwähnt indirekt die Tatsache des Abstandes bei *Gyps* und *Campylopterus* in den wenigen Sätzen: „Ferner ist zum mindesten bei der Handschwinge ein auffälliges Missverhältnis der Anzahl von Aussen- und Innenfahnenrami vorhanden, das proximal der Längsmitte der Feder am deutlichsten wird. Es kommen dort auf 15 Rami der Innenfahne nur 10 der Aussenfahne. Für *Campylopterus* beträgt das Verhältnis gar 2 : 1."

Im Gegensatz zu den zitierten Arbeiten ist in dieser Untersuchung die Aufgabe des Vergleichs von verschiedenen Federn, im speziellen Fall derjenige des Jugend- und Adulttyps, gestellt. So erhebt sich gleich die Frage des Zahlenverhältnisses der Rami und deren Abstände voneinander. Es wurden zu diesem Zwecke möglichst gleich grosse Federn aus den verschiedenen Partien ausgesucht und der Abstand der Rami mit Hilfe eines Okularmikrometers ausgemessen. Für die Untersuchung wurden nur gerade Federn ausgewählt, da bei den gebogenen zwischen der konvexen und konkaven Seite eine Ungleichheit der Ramusabstände und damit auch der Radienanzahl festgestellt werden konnte. Dadurch wäre das Resultat in einem gewissen Grade beeinträchtigt worden.

Als Körperregionen, in denen gerade Federn vorhanden sind, wählte ich die Brust- und die Stirn-Scheitelpartie. Mit dieser Auswahl kann auch gleichzeitig zur Frage der Abstände der Rami bei den verschiedenen Bezirken ein Beitrag gegeben werden. Zur Errechnung der Ergebnisse wurde folgendermassen vorgegangen. Bei je 5 bis 8 Federn der oben genannten Partien wurden von basal bis distal alle Ramusabstände gemessen. Um nun die Möglichkeit für eine vergleichende graphische Darstellung zu erhalten, wurden diese in die zwei morphologischen Teile, die durch das Vorhandensein der Dunenradien einerseits und durch dasjenige der Hakenradien anderseits bedingt sind, in Dunenpartie 1—4 und Hakenradienpartie 5—8 eingeteilt. Als Beginn der letzteren wählte ich den Punkt des ersten Auftretens von Hakenradien. Bei dieser Anordnung ist aber darauf aufmerksam zu machen, dass über das Zahlenverhältnis von Rami mit Dunen- zu Rami mit Hakenradien nichts ausgesagt werden kann.

Die Mittelwerte für die einzelnen Zonen der verschiedenen



Ramusabstände: Fig. 4. — Star Brust.
Fig. 5. — Star Stirn.
Fig. 6. — Amsel Brust.
Fig. 7. — Amsel Stirn.
- - - - juvenil, — adult.

Federn wurden in ein Koordinatensystem eingetragen. Auf der x-Achse sind in willkürlich genommenem Abstand die Zonen 1—8 aufgetragen, während auf der y-Achse die Länge des Abstandes der Rami in Millimeter angegeben ist (Fig. 4, 5, 6, 7).

Betrachtet man alle Kurven, so fällt es auf, dass sie in verschiedenen allgemeinen Tatsachen übereinstimmen. Sowohl beim Star als auch bei der Amsel sind die Abstände der juvenilen Rami grösser als bei den adulten, das heisst: Bei gleich grossen Federn besitzt die juvenile Feder immer weniger Rami als die adulte. Als Beispiel hierfür sei auch auf Figuren 23, 24 und 25 hingewiesen. Bei der juvenilen Brustfeder stehen nur 36 Rami den 63 der adulten Feder gegenüber. Bei der Stirnfeder ist das Verhältnis 25 zu 42.

Der zweite Punkt: Es ist von der Federbasis an bis zur Spitze eine Vergrösserung festzustellen. An der Basis befindet sich eine Anzahl Rami, bei juvenilen Federn nur eine geringe, mit sehr kleinem Abstande. Bis zum Ende der Dunenradienzone nimmt der Abstand konstant zu. Mit dem Erreichen der Hakenradienzone ist ein Höhepunkt in der Zunahme erreicht. In den Zonen 5—7 ist nur eine ganz schwache Vergrösserung festzustellen. Das manchmal steile Emporsteigen zum Endpunkt der Kurve ist dadurch bedingt, dass die letzten, distalsten Rami im Gegensatz zu denjenigen der übrigen Zonen nicht kontinuierlich ihren Abstand vergrössern, sondern sprunghaft über den doppelten Wert der übrigen emporschnellen. Durch die Mittelwertsbildung aus den verschiedenen Federn kommt aber der Punkt 8 tiefer zu liegen, als wie er eigentlich für einzelne Federn liegen sollte.

3. *Der Winkel Ramus-Schaft.*

Die Untersuchungen des Winkels, unter dem die Rami vom Schaft abgehen, sind nicht leicht und die Fehlergrenze ist für genaue Daten sehr hoch. Die Schwierigkeiten für das Ausmessen der Winkel werden dadurch verursacht, dass die Rami von der Insertionsstelle an nur ein kleines Stück geradlinig verlaufen und dann abbiegen. Besonders bei der adulten Feder, wo viele Hakenradien vorhanden sind, ist die Federfahnenfläche viel kompakter. Juvenil ist das Federgefüge lockerer und die einzelnen Rami sind freier. Trotzdem aber zeigen sie eine gewisse Orientierung zur Spitze. Im Dunenteil ist der eine durch den Ramus gebildete Schenkel des Winkels ganz klein. Während beim Fahnenteil die

Rami gegen die Spitze abbiegen ist es beim Dunenteil gerade umgekehrt. Aus den obengenannten Gründen können die Masse für die Winkel höchstens mit einer Genauigkeit von 10° angegeben werden. Bei der Amsel beträgt der Winkel für die distalsten Rami 10—20° und ist für juvenil und adult gleich. Dann aber wird er grösser, je weiter die Rami von der Federspitze entfernt sind. Bei juvenil ist die Zunahme geringer als bei adult. So kommt es, dass der Hauptteil der adulten Rami unter einem solchen von 40—50° abgeht, während er für juvenil nur 30—40° beträgt. Das gleiche Verhältnis gilt auch beim Dunenteil: adult 60—70°, juvenil 50—60°. Vom Star kann dasselbe gesagt werden. Der einzige Unterschied besteht darin, dass allgemein die Winkel der Fahnenfläche um ca. 5—8° kleiner sind als bei der Amsel. So liegen also die Werte für den Hauptteil der juvenilen Fahne zwischen 30 und 40°. Im Dunenteil können die gleichen Zahlen wie bei der Amsel eingesetzt werden.

Für die zwei Arten lassen sich aus diesen Angaben zwei Punkte hervorheben:

1. Der Winkel Ramus-Schaft ist an der Federbasis am grössten;
2. er nimmt gegen die Federspitze zu kontinuierlich ab.

4. *Umschlagsfedern.*

Wie später im experimentellen Teil zu sehen ist, besteht die Möglichkeit, sowohl bei der Amsel als auch beim Star sogenannte Umschlagsfedern zu erzeugen. Es muss aber an dieser Stelle im morphologischen Teil den Ergebnissen vorgegriffen werden, um diese Umschlagsfedern auch in ihrer Morphologie analysieren zu können, da später nur noch der allgemeine Habitus behandelt wird.

Amsel: Vergleicht man die Werte der Ramusabstände von Juvenil-, Umschlags- und Adultfeder miteinander, so zeigt es sich eindeutig, dass die vor und ausserhalb einer natürlichen Mauser gebildeten Federn immer mit denjenigen der normalen adulten Federn übereinstimmen. Dasselbe gilt auch für die Insertion der Rami und den Winkel, den diese mit dem Schaft bilden. Diese Feststellung ist für die Kenntnis der Entwicklung des Formbildungsvermögens der Federfollikel wichtig. Es sei hier nur vorläufig festgehalten, dass die Umschlagsfedern bei der Amsel in ihrem strukturellen Aufbau den Adultfedern gleichzusetzen sind.

Für die weiteren Folgerungen verweise ich auf den experimentellen Teil.

Star: Wie später zu sehen sein wird, sind die Verhältnisse beim Star in Bezug auf die Umschlagsfedern nicht denjenigen der Amsel genau gleichzusetzen. Während bei der Amsel die Umschlagsfedern den adulten Typus in struktureller Hinsicht verkörpern, ist es beim Star umgekehrt. Die Werte der Umschlagsfedern der Brustpartie sind identisch mit denjenigen der juvenilen Federn. Die Insertion und der Abstand der Rami sowie auch der Winkel sind gleich, wie sie für die Juvenilfeder geschildert wurden.

II. Die Radien.

1. *Dunenradien.*

Bei einer vergleichenden Beschreibung von Federn ist es am vorteilhaftesten, an der Federbasis zu beginnen, da im Dunenteil die relativ einfachsten Verhältnisse vorhanden sind.

In der Literatur sind viele Arbeiten über die Dunenstruktur und die mit dem Dunenradienkomplex im Zusammenhang stehenden Fragen zu finden. Es seien hier nur die Untersuchungen von Sick (1937), Hempel (1931) und Pycraft (1898) hervorgehoben. Besonders erwähnen möchte ich die Monographie von Chandler (1916), in der die grosse Formenfülle der Dunenradien in vielen Abbildungen gezeigt wird. Es scheint mir nicht unnötig, nochmals kurz auf die verschiedenen Punkte im Komplex der Dunenradien einzugehen, zumal hier ja vergleichend betrachtet werden soll.

Amsel: Schon beim Beobachten der Dunenradienzone unter dem Binokular fallen zwei völlig verschieden gebaute Formen auf. Bei näherem Zusehen ist es möglich, zwischen diese Gruppen noch einzelne Verbindungsglieder einzuschalten, sodass man die einen aus den andern herleiten kann. Hempel versuchte diese Reihe herzustellen, doch sah er nicht alle Stufen und kam deshalb zu einer andern Reihenfolge, als sie mir erscheint. Die proximalen Radien der basalsten Rami weisen die einfachste Entwicklungsform auf, indem dort besonders der erste Nodus nach dem Basalstück ballonförmig aufgebläht ist. Er besitzt keinerlei Fortsätze und wird vollständig mit Melanin ausgefüllt. Die Internodien selbst sind dünn und zeigen noch nicht den regelmässigen Verlauf. Bei

den folgenden Nodi desselben Radius wird aber dieses einfache Knöpfchen durch solche mit Zipfel ersetzt (Fig. 8 *a*, *b*). Diese Zipfel stehen genau senkrecht zur Längsachse des Internodiums. Erst daran anschliessend folgen die eigentlichen Knöpfchenradien. Die vorher senkrecht herausstehenden Zipfel haben sich in der Längsrichtung gegen die Radiusspitze zu umgebogen und sind in ihrer Ausbildung nicht mehr so plump (Fig. 8 *c*). Gleichzeitig ist auch der Durchmesser der Internodien etwas grösser geworden. Das Pigment ist wie bei den vorherigen Stadien im Nodus zusammengeballt. Manchmal, d. h. je weiter distalwärts das Internodium oder auch der Radius gelegen sind, reicht das Pigment ein kleines Stück in das Internodium hinein. Es ist aber auch dort so dicht angehäuft, dass man die einzelnen Pigmentkörner kaum unterscheiden kann. Die Zipfel sind pigmentfrei und es erscheint mir unklar, weshalb die Zipfelbildung mit der Melanineinlagerung in ursächlichem Zusammenhang gestellt wird. Der Hinweis auf Rensch mit der Verbreiterung der Radien durch verstärkte Melanineinlagerung bei der Schillerstruktur ist falsch, da ja die Zipfel gar kein Pigment enthalten. Wohl aber hat der Satz für die blasenartige Aufblähung des Internodienendes Gültigkeit. Bei den distalen Gliedern der einzelnen Knöpfchenradien werden die Zipfel kleiner, die Internodien dünner und länger. Die Radien mit den Zipfeln bestehen nur in einem gewissen Abschnitt. Dann treten an Stelle der Zipfel feine Fortsätze, eigentliche Wimpern, auf. Ein weiterer Schritt zur höheren Stufe ist in der Pigmentierung zu sehen. Das Pigment lockert sich ebenfalls auf und verteilt sich im ganzen Internodium. Im Gegensatz zu Hempel möchte ich diese Art der Radien nicht mit einem eigenen Namen benennen, da

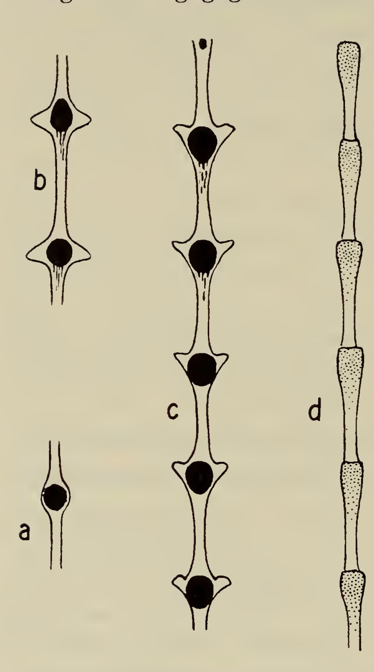


Fig. 8.
a, *b*, *c*, *d*, Umgestaltung des Nodus innerhalb der verschiedenen Stufen der Dunenradien. Amsel adult, Brust.

auch sie typische Dunenradien sind. Sie stellen, wie mir scheint, vielmehr deren höchste Entwicklungsstufe dar, entgegen der Ansicht von HEMPEL, der aus diesen bewimperten Radien diejenigen mit den Zipfeln herleiten will. Es ist ferner zu bemerken, dass beim Beginn der Hakenradien nur die bewimperten Radien vorhanden sind. Am Ende der Radien werden die Wimpern kürzer und verschwinden teilweise ganz, so dass das Ende des Radius wie ineinandergesteckte Rohre aussieht (Fig. 8 *d*).

Star: Im Gegensatz zu der Amsel konnten beim Star die Radien mit den undifferenzierten, aufgetriebenen Knöpfchen nicht beobachtet werden. Die übrigen Verhältnisse sind die gleichen. Es ist überhaupt festzustellen, dass die Dunenradien der Teil des gesamten Federgebildes sind, der die geringsten Artunterschiede aufweist. Wie ich im Verlaufe der Untersuchung feststellen konnte, bezieht sich der Unterschied zwischen den Vogelarten nur auf die Form der Nodi. Deutlich ist dies auch in den Zeichnungen der Monographie von CHANDLER zu sehen.

Ausgeprägte Unterschiede in der Form zwischen juvenil und adult sind bei Amsel und Star keine festzustellen. Es ist höchstens bei beiden möglich, dass die adulten Internodien kürzer sind. Diese Tatsache darf nur als Vermutung ausgesprochen werden, da die Länge der basalen und distalen Internodien eines Radius variabel und ein exakter Vergleich der Internodienlänge deshalb unmöglich ist. Ein Unterschied zwischen „Proximal"- und „Distalradien" konnte nicht festgestellt werden.

Im Gegensatz zur Struktur der Dunenradien ist in der Verteilung der einzelnen Radien am Ramus zwischen juvenil und adult bei Star und Amsel ein Unterschied, besonders bei den „Proximal"- und „Distalradien" in der proximalen Ramuszone festzustellen. Die Anzahl der Radien pro Einheit ist bei juvenilen Federn kleiner als bei adulten. Dadurch erscheint ein juveniler Ramus viel lockerer gebaut.

Während HEMPEL die Dunenradien mit Arthropodenbeinen vergleicht, und den Zusammenhalt des ganzen Gefüges als Wärmeschutz durch die in den Knoten frei beweglichen Dunenradien erklärt, weist SICK auf eine ganz andere Tatsache hin, nämlich die Torsion der Radien. Ich konnte nirgends eine kugelgelenkartige Wirkung der Nodi feststellen. Die sehr langen Dunenradien stellen im Gegenteil, besonders bei adulten Federn, ein stabiles Gebilde

dar. Sie sind trotz ihrer Länge gerade gestreckt und das vereinzelte Auftreten von gebogenen Radien ist auf deren Beschädigung oder auf Druck zurückzuführen. Die Knickstelle selbst musste nicht immer im Nodus liegen, sondern war oft auch im Internodium zu finden. Wegen der Länge der Radien ist im Allgemeinen eine scharfe Drehung gar nicht nötig, da der gesamte Radius elastisch in seiner ganzen Länge langsam umgebogen werden kann.

Wie oben kurz erwähnt, entsteht das scheinbar unregelmässige Abstehen der Radien vom Ramus nicht durch ein Abwinkeln in den Nodi, sondern durch eine Torsion, speziell einer alternierenden, der proximalen Partie des Radius. Sick beschreibt die Verhältnisse an einem Bauchfederramus der Amsel. Dieser Torsion wurde vorher von keinem der vielen Untersucher grosse Beachtung geschenkt. Betrachtet man die ganze Dunenradienzone einer Feder im intakten Zustande, so fällt ein leeres grauweisses Gebiet auf, welches sich über die ganze Zone längs des Schaftes hinzieht. Im Vergleich zu der Gesamtlänge der einzelnen Rami ist diese Strecke klein, aber sehr deutlich. In diesem proximalsten Abschnitt stehen die Basallamellen der Radien so dicht wie möglich, ohne jeden Zwischenraum nebeneinander. Die Pennula gehen direkt nach federventral ab (Fig. 9, I).

Die Basallamelle ist in diesem Abschnitt in der kompliziertesten Ausbildung zu finden. Sowohl auf der Dorsal wie auch auf der Ventralkante sind zahlreiche Fortsätze, sog. Villi oder Zotten zu sehen (Fig. 10). Es ist interessant, dass gerade nur in diesem Abschnitt eine solche Kompliziertheit auftritt. Die Anhänge verschwinden distalwärts am Ramus ziemlich schnell und bald ist nur noch ein einzelnes Köpfchen, eine sog. Zotte mit einer Versteifung an der Radienkante vorhanden. Zwischen adult und juvenil ist kein Unterschied in der Ausbildung festzustellen. Über die Funktion und Bedeutung der Anhänge bestehen nur Vermutungen.

Meiner Ansicht nach scheint es, dass sie, besonders an der Basis des Ramus, zur Festigung des Zusammenhaltes der einzelnen basalen Teile der Radien dienen. Wenngleich auch juvenil und adult die Verhältnisse dieselben sind, so kann bei den juvenilen Federn, der geringen Radienzahl wegen, dies nicht so deutlich gesehen werden. Ferner ist juvenil die Zone mit den nach unten gehenden Radien nicht so breit. Die mit der alternierenden Torsion

der Radien im Zusammenhang stehenden, verschiedenen Ausschläge sind in den Querschnitts-Schemata der Figur 9 *a*, *b* dargestellt. Während man adult 5 Stellungen der Pennula feststellen kann, sind es bei der juvenilen Feder nur deren 4.

Zu den Zeichnungen von Sick über die Radientorsion ist

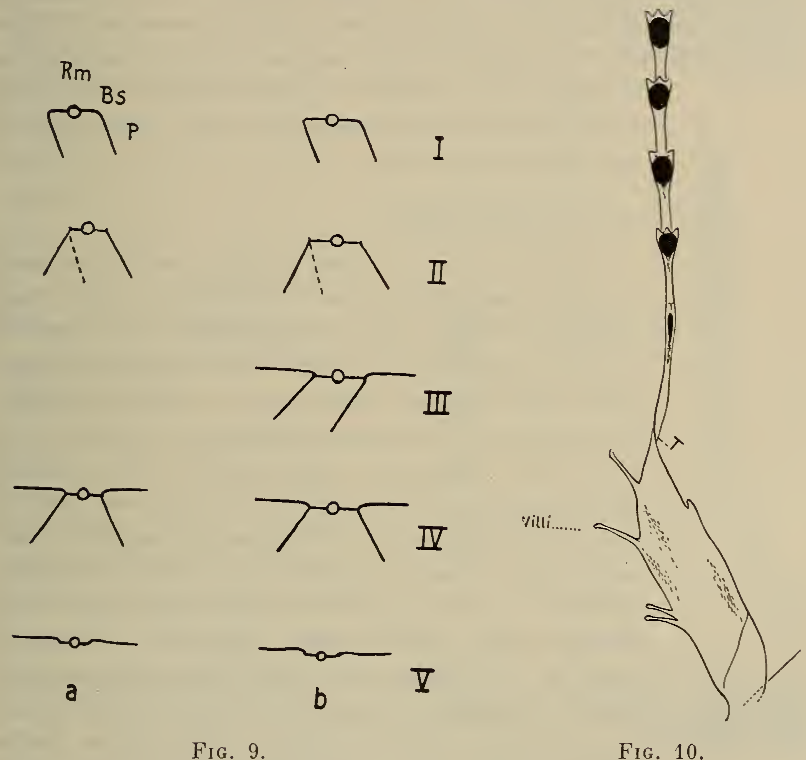


Fig. 9.

Querschnitts-Schemata von Dunenrami zur Veranschaulichung der verschiedenen Pennulumstellungen. *a* juvenil, *b* adult. Bs Basallamelle, P Pennulum, Rm Ramus.

Fig. 10.

Dunenradius mit breiter Basallamelle und daran sitzenden Villi oder Zotten. T Torsionsstelle.

ergänzend beizufügen, dass bei den alterniert gedrehten Radien die einen am Ende der Basallamelle gedreht sind, während bei den andern schon in der Mitte derselben die Torsion auftreten kann.

Vergleichsweise wurden auch die Dunenradienverhältnisse der Stirn- und Rückenfedern angesehen und dabei aber kein Unterschied gegenüber der Brustfeder festgestellt.

Betrachtet man zusammenfassend die Ergebnisse der Untersuchung über die Dunenradien, so soll nochmals festgehalten werden, dass nur im Gesamtaufbau und in der Struktur des Dunenteils, nicht aber im Bau der einzelnen Dunenradien ein Unterschied zwischen juvenil und adult festzustellen ist. Die Anzahl der einzelnen Radien pro Einheit ist bei den juvenilen Federn kleiner als bei den adulten, d. h. die Abstände zwischen den einzelnen Radien sind grösser. Die Radien mit den bestausgebildetsten Basallamellen der Zone I sind juvenil weniger zahlreich und dadurch tritt keine so stark ausgeprägte helle Längszone am juvenilen Schaft auf.

2. *Die Spiessradien.*

Bei allen Rami, mögen sie aus der Dunen- oder aus der Hakenradienzone stammen, sind die endständigen Radien gleich ausgebildet. Im Vergleich mit den Dunenradien sind sie viel einfacher gebaut und stellen bei der Amsel eine Art von Radien dar, die keinerlei Funktionen auszuüben scheinen (Fig. 11). Ihres Aussehens wegen werden diese Radien als Spiessradien bezeichnet. Sie stellen in Hinsicht auf ihre Struktur eine 2. Formstufe dar, die an die eigentlichen Dunen angeschlossen werden kann. Gegenüber den Dunenradien ist auch noch eine Veränderung in den Basallamellen festzustellen. Während diese bei den Dunenradien sehr lang sind und flach in der Federebene liegen, ist bei den Spiessradien nur basal ein kleines Stück zu sehen. Der übrige Teil ist umgeklappt und deshalb nicht mehr sichtbar. Anfänglich sind an den Gliedergrenzen noch einzelne Wimpern vorhanden, die aber bei den distalsten Spiessradien wegfallen können. Die juvenile und adulte Ausbildung unterscheidet sich weder in der Form noch in der Grösse voneinander.

Fig. 11.
Amsel adult.
Spiessradius.

Im Gegensatz zu der einfachen, gleichen Ausbildung der Spiessradien der Amsel im juvenilen und adulten Federkleid stehen die viel komplizierteren Verhältnisse beim Star. Die Möglichkeit von gleicher Ausbildung der Spiessradien ist nur im Dunenteil gegeben. Es tritt dort, sowohl juvenil wie adult, die oben beschriebene Ausbildungsform des normalen Spiessradius auf. Daneben aber

kommen auch schon Abweichungen vor. Im eigentlichen Konturfederteil sind die Verhältnisse andere, und man kann nicht mehr überall von richtigen Spiessradien reden, wenn man damit die einfache, glatte Form meint. In gewissen Abschnitten ist sogar noch ein Unterschied zwischen Proximal- und Distalspiessradien festzustellen, während in anderen wieder beide gleich ausgebildet sind. Es ist deshalb nötig, den Begriff des Spiessradius zu erweitern und ganz allgemein zu sagen: Jeder Radius, der an seinem Ramus distal der definierten Dunen-, Haken- oder Bogenradien steht und mit diesen nicht mehr die spezifischen Merkmale gemeinsam hat, ist als Spiessradius anzusehen. Dabei ist immer anzunehmen, dass er primär einfach und undifferenziert war. Sekundär kann er dann, je nach Lage innerhalb einer Feder, Pigmentierung usw., in verschiedene Formen modifiziert werden.

Bei der juvenilen graubraunen Feder kommt in einem Abschnitt des Dunen- und Hakenradienteils die primäre Stufe vor. Diese Fläche ist jedoch nur sehr schmal und erstreckt sich auf das äusserste Ende der Rami. Alle übrigen Spiessradien zeigen einen andern Bau. Dazu kommt noch die interessante Tatsache, dass alle Spiessradien, welche die Fortsetzung der Bogenradien bilden, nirgends den Normaltypus zeigen. Sie sind nicht mehr schmal und glatt, sondern breiter und tragen an jedem Glied spitze Fortsätze oder Wimpern (Fig. 12). Neben diesen graubraunen Federn kommen in der Brustpartie des juvenilen Federkleides auch grauweisse vor. Bei der Untersuchung der Spiessradienverhältnisse konnte ich eine weitere Ausbildungsform feststellen. Figur 13 zeigt einen Spiessradius aus dieser Zone. Er ist breit und trägt beiderseits verschiedene Fortsätze.



Fig. 12.
Star.
Spiessradius.



Fig. 13.
Star. Spiessradius einer grauweissen juvenilen Brusfteder.

Nach all dem Gesagten kann man also an der juvenilen Feder

drei verschiedene Ausbildungsformen der Spiessradien erkennen.

Wie sind nun die Verhältnisse bei der adulten Feder ?

Die normale Form tritt in gewissen Partien des Dunenteils auf. Im Fahnenteil dagegen zeigen nur die Spiessradien an den basalen Rami, welche die Fortsetzung der Distalradien bilden, die gleiche Ausbildung, während sonst überall die sekundäre Form auftritt. Der Radius selbst ist breiter als juvenil und die Anhänge grösser und fester. Auch hier ist eine Weiterentwicklung zu sehen.

Bei den Distalspiessradien ist in der schwarzen Federzone eine dreifache Ausbildung möglich:

1. die obengenannte einfache,
2. die den proximalen gleiche,
3. die zu Schillerradien umgewandelte Form.

Wie Figur 14 zeigt, erfolgt bei einem Schillerradius nach einem kurzen Basalstück eine Drehung und daran anschliessend ist der ganze Radius bandförmig verbreitert. Er weist also die gleiche Struktur und Pigmentierung auf wie die noch zu besprechenden schillernden Hakenradien; es fehlen ihm nur die Haken und Wimpern. In diesem Abschnitt tritt besonders der Unterschied der Proximal- und Distalseite in Erscheinung.

Die Spiessradien der weissen Federspitze sind ganz anders gestaltet. Sie stellen, wie aus Figur 15 deutlich zu ersehen ist, die höchste Formstufe dar. Der ganze Radius ist in seiner Ausbildung sehr weit von dem Normaltypus entfernt. Er ist verbreitert und gegliedert. Die Wimpern sind lang, und im Gegensatz zu juvenil, nur einseitig ausgebildet. In der Ausbildung der Proximal- und Distalseite ist hier kein Unterschied festzustellen.

Fasst man abschliessend die Ergebnisse zusammen und vergleicht die Formen der juvenilen und adulten Feder miteinander, so kommt man zu folgendem Resultat:

1. Die Spiessradien kommen sowohl juvenil wie adult in verschiedenen Formen vor.

2. Die bei juvenil häufigste Form nennen wir normal, weil sie die einfachste Ausbildung zeigt und sich direkt von den Dunenradien herleiten lässt. Bei adulten Federn ist sie nur auf ein Stück im Dunenteil und auf die endständigen Radien der basalen Rami des Fahnenteils beschränkt.

3. Die Proximalspiessradien zeigen alle eine sekundäre Form. Sie sind nicht glatt, sondern mit Wimpern versehen. Juvenil ist der Radius schmal und die Fortsätze sind kurz, während adult beides besser und länger ausgebildet ist.

4. Eine typische adulte Form ist der verbreiterte und gedrehte Schillerspiessradius.

5. Die höchste Entwicklungsstufe zeigen die weissen Spiessradien. Juvenil sind sie bei den grauweissen Brustfedern, adult in den weissen Federspitzen vorhanden. Während juvenil eine schwache Verbreiterung eintritt, ist sie adult sehr deutlich. Die spitzen Fortsätze der höher entwickelten Form sind grösser und nur einseitig ausgebildet, im Gegensatz zur primitiven juvenilen Entwicklungsstufe, wo sie kleiner und beidseitig vorhanden sind. Es ist zu bemerken, dass schon juvenil die eine der beiden Seiten gegenüber der andern verschieden ausgebildet ist.

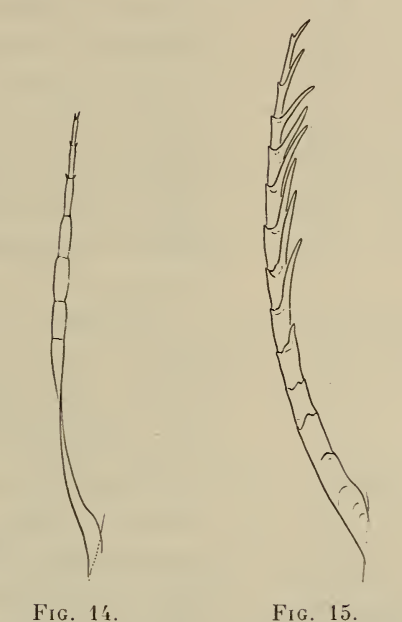


FIG. 14. Star, Brust adult. Spiessradius mit Schillerstruktur.

FIG. 15. Star, Brust adult. Spiessradius aus der Federspitze mit Weiss-struktur.

3. *Die Haken- und Bogenradien.*

Während bei den bisher beschriebenen Radienformen im primären Zustande keine oder nur schwache Differenzierungen auftraten, ist bei den noch zuletzt verbleibenden, insbesondere bei den Hakenradien, weniger bei den Bogenradien, eine Art von Radien näher anzusehen, welche teilweise sehr kompliziert gebaut sein kann. Wenngleich auch der Unterschied zwischen den Dunen- und Hakenradien sehr gross ist, so lässt sich doch über eine Anzahl von Zwischenstufen eine gewisse ansteigende Reihe von den ersteren zu den letzteren feststellen. Bei den eigentlichen Dunenradien ist die

Basallamelle sehr lang und flach, während diejenige der Spiessradien nur sehr kurz und der übrige Teil umgeschlagen ist. Mit dem Auftreten des ersten Hamulus an einem Radius ändert sich dagegen sofort die Form der Basallamelle. Die bisherige relativ undeutliche Trennung derselben in Dorsal- und Ventralseite wird durch eine klare und verschiedene Ausbildung der beiden Seiten ersetzt, dabei wird die dorsale Kante besonders verstärkt. In diesem basalen Abschnitt gleicht der Distalradius also einem Spiessradius. Der distale Teil hingegen trägt in diesen proximalen Radien noch die gleichen Pennula, wie sie für die Dunenradien kennzeichnend sind. Erst nachträglich, bei weiter distal stehenden Radien, wird das Pennulum ebenfalls umgewandelt und es treten Wimpern auf. Die Entwicklung der Haken- und Bogenradien aus den Dunenradien gilt für Amsel wie für Star.



Fig. 16.
Amsel, Brust. Juveniler Hakenradius. Hm Hamulus, V Z Ventraler Zahn, Wi Wimpern.

Die meisten Arbeiten behandeln die Radien des Dunen- und des Fahnenteils gesondert nebeneinander und stellen keinerlei Zusammenhänge fest. Einzig Hempel weist mit einer Zeichnung auf eine mögliche Ableitung bei einer Rückenfeder von *Xantholaema* hin. Diese Angaben stimmen mit den meinigen nur darin überein, dass die hochspezialisierten Radienformen sich aus den relativ undifferenzierten herleiten lassen. Bei der genannten Rückenfeder tritt zuerst eine Veränderung des Pennulums ein, indem die feinen Wimpern der einen Seite modifiziert werden, und weiter auswachsend die Hamuli bilden. Die distal von ihnen liegenden Wimpern stellen nach Hempel in der Entwicklung gehemmte Haken dar. Erst nachträglich erfährt auch die Basallamelle eine Umwandlung und bildet die eigentliche Ventrallamelle mit dem ventralen Zahn. Wie schon gesagt, gilt die Entwicklung der Haken und Bogenradien aus einfacheren Formen für Amsel und Star.

Für die Beschreibung der eigentlichen Haken- und Bogenradienverhältnisse ist es vorteilhafter die zwei Arten getrennt zu behandeln.

A. Amsel: Die juvenilen Haken- und Bogenradien sind gekennzeichnet durch eine lange Ventrallamelle und ein kurzes Pennulum (Fig. 16). Die Ausbildung des ventralen Zahns lässt durch ihren leichten Bau auf keine Belastung im Zusammenhang mit dem Verhakungsmechanismus schliessen. Die grösste Flächenausdehnung dieser Zähne ist bei den proximalen Distalradien, d. h. von der Insertionsstelle des Ramus an bis zur Mitte desselben festzustellen, während daran anschliessend eine langsame Abnahme bis zu den äussersten Hakenradien zu sehen ist. Das Pennulum bildet in gerader Linie den Fortsatz des Basalstücks und ist kurz. An ihm stehen basal zwei Häkchen und distal mehrere Wimpern. Die Hamuli selbst sind lang und schwach gebaut, so dass sie durch das Auflegen eines Deckglases leicht abgeknickt und aus ihrer ursprünglich zueinander parallelen Lage gegeneinander verschoben werden können. Die Wimpern sind kurz und nur in geringer Zahl vorhanden. Eine besonders verstärkte Ausbildung einzelner von ihnen ist nicht zu bemerken.

Auch bei den Bogenradien der juvenilen Feder ist ein grosses Basalstück vorhanden und nur ein kurzes Pennulum. Die drei Arretierungszähnchen der Dorsalkante sind hingegen gut ausgebildet und ebenso die ventralen Lappen.

Bei der adulten Feder ist im Vergleich mit der juvenilen eine Weiterentwicklung im Sinne einer Vervollkommnung, besonders der Hakenradien, festzustellen. Das Basalstück ist kürzer und gedrungener. Die Ventrallamelle mit dem ventralen Zahn ist ebenfalls massiger gebaut. Das Pennulum, welches juvenil kurz und nur mit kleinen Wimpern auftrat, ist lang und mit gut ausgebildeten Wimpern versehen. Beim Vergleich zwischen zwei entsprechenden Radien fällt auf, dass bei der weiterentwickelten adulten Form das Pennulum abgewinkelt und zugleich ein wenig gedreht vom Basalstück abgeht.

Juvenil ist dies viel weniger ausgeprägt. In Figur 17 sind die Verhältnisse sehr deutlich zu sehen. Durch diese Drehung erscheinen die ersten Wimpern nach den Haken im Bilde verkürzt. Bei distaler gelegenen Rami ist das Pennulum der Hakenradien nicht mehr so stark abgewinkelt, dafür ist die grosse Breite desselben zu sehen. Aus Figur 18 ist die stärkere Ausbildung der Wimpern, besonders der ersten nach den Häkchen, klar ersichtlich. Während juvenil die Wimpern nahe aufeinander folgen, ist adult

der Abstand viel grösser. Auch die Hamuli erfahren eine Verstärkung, indem sie länger und steifer werden.

Bei den adulten Bogenradien ist das Basalstück ebenfalls verkürzt, entsprechend der Hakenradien. Als grosser Unterschied gegenüber der juvenilen Ausbildung kommt ein dünnes Pennulum vor, das mindestens die Länge des Basalstücks hat. Die Zähnchen und Lappen hingegen erfahren nur insofern eine Veränderung, als sie etwas massiger sind. Die Unterschiede der letztgenannten Teile aber sind sehr gering und können in der Variationsbreite der Entwicklung liegen, so dass man diese Verschiedenheit nur als relativ ansehen darf.

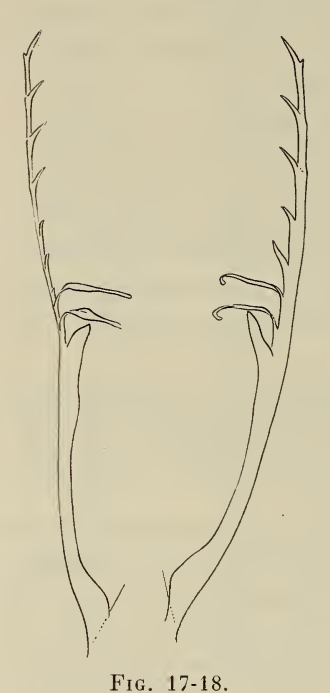


Fig. 17-18.

Fig. 17. Amsel. Adulter Hakenradius. — Fig. 18. Amsel. Adulter Hakenradius.

Fasst man die Unterschiede bei der Amsel zwischen juvenil und adult vergleichend zusammen, so stellt man fest:

1. Die Entstehung der Haken- und Bogenradien ist sowohl juvenil wie adult gleich.

2. Die Hakenradien der juvenilen Feder besitzen ein grosses Basalstück mit einem kleinen Pennulum, diejenigen der adulten ein kurzes Basalstück mit einem langen Pennulum.

3. Das Pennulum bildet bei der juvenilen Feder die gerade Fortsetzung des Basalstücks; bei der adulten ist im Gegensatz dazu eine deutliche Abwinkelung vorhanden.

4. Die Fortsätze, das heisst die Haken sind adult etwas länger und stärker als juvenil. Die Wimpern stehen entsprechend dem kürzeren juvenilen Pennulum näher beieinander. Sie sind klein und keine ist verstärkt ausgebildet. Adult ist der Abstand grösser, die Wimpern sind zahlreicher und die erste nach den Haken ist stärker ausgebildet.

5. Bei den Bogenradien ist den Hakenradien entsprechend juvenil das Basalstück gross und das Pennulum klein, adult gerade

umgekehrt. Für die übrigen Gebilde eines Proximalradius ist ein Unterschied nicht mit Sicherheit anzugeben.

B. Star: Beim zweiten Untersuchungsobjekt, dem Star, ist der Unterschied der Hakenradien beider Generationen viel stärker ausgeprägt. Während bei der Amsel wohl eine Weiterentwicklung der einfachen juvenilen Radienform zur adulten im Sinne einer Vervollkommnung eintritt, konstatiert man beim Star ausserdem eine direkte Strukturänderung: die Bildung der Schillerstruktur.

Wie schon früher erwähnt, lässt sich auch bei der Feder vom Star der Hakenradius aus den Dunenradien herleiten, und zwar über die gleichen Zwischenstufen wie bei der Amsel. In Figur 19 ist ein normal entwickelter Hakenradius einer juvenilen Brustfeder dargestellt. Man kann an ihm ein ziemlich grosses Basalstück mit einem grossen ventralen Zahn und daran anschliessend ein kürzeres Pennulum feststellen. Die drei Hamuli (mehr konnte ich bei keiner Feder finden) zeigen den normalen Bau. Nur die zwei ersten Wimpern sind etwas stärker und länger ausgebildet, doch ist der Unterschied, wie später noch gezeigt wird, im Gegensatz zu adult, nicht so ausgeprägt. Auch hier lässt sich die Ansicht, wonach diese zwei Wimpern nicht weiterentwickelte Hamuli sind, kaum beweisen. Die Zone mit der maximalen Hamuluszahl ist nur sehr klein. Ganz allgemein lässt sich sagen, dass die juvenile Feder des Stars im Vergleich zu derjenigen der Amsel etwas höher strukturiert und besser ausgebildet ist.



Fig. 19.
Star. Juveniler Hakenradius mit drei Hamuli.

Bei der Adultfeder ist keine Gleichförmigkeit in der Ausbildung der Hakenradien mehr zu beobachten. Diese Tatsache ist auch begreiflich, denn es lassen sich drei ganz verschiedene Zonen in ihrem Fahnenteil unterscheiden: die schwarze basale, die distale weisse Spitzenzone und das dazwischenliegende mittlere Gebiet mit der Schillerstruktur. Diesen drei Zonen können drei Hakenradienformen zugeteilt werden, die der Färbung und Struktur entsprechend verschieden modifiziert sind. Die Ausgangsstufe ist

bei den Hakenradien der proximalen Zone zu finden. Sie sind den juvenilen ähnlich und stellen eine Weiterentwicklung derselben dar. Wie Figur 20 zeigt, ist das Basalstück verkürzt und endet einerseits in einem kleineren, aber massigeren und stabileren ventralen Zahn. Anderseits schliesst sich daran ein gut ausgebildetes, differenziertes und langes Pennulum an, dessen Anfangsstück verbreitert ist und die Hamuli und die grossen Wimpern trägt. Im distalen Abschnitt wird es schmäler und besitzt keine Wimpern. Zu den Hamuli ist zu bemerken, dass sie länger und stabiler sind und ebenfalls bis zur Dreizahl vorkommen können. Die verschiedene Ausbildung der proximalen und distalen Wimpern, welche juvenil nur angedeutet vorhanden ist, lässt sich also bei der Adultfeder klar erkennen. Dabei ist auch das Pennulum besser ausgebildet und es ist wohl anzunehmen, dass die beiden Wimpern im Zusammenhalt des Federgefüges eine gewisse Rolle spielen.



Fig. 20. Star. Adulter Hakenradius.

Fig. 21. Star. Adulter weisser Hakenradius.

Die zwei übrigen Formen der Hakenradien, die Schiller- sowie die weissen Radien, besitzen in der juvenilen Feder nichts Entsprechendes. Sie sind vielmehr eine typische Weiterentwicklung und Spezialisierung der einfachen adulten Hakenradien.

Die weissen Distalradien an der Federspitze (Fig. 21) zeigen die maximalste Ausbildung. Das Basalstück ist kurz, das dazugehörende Pennulum lang und verbreitert. Wie schon bei den Spiessradien beschrieben, sind auch hier die einzelnen Wimpern vergrössert und zwar nicht etwa von den Hamuli an abnehmend, sondern es können im Gegenteil die distalsten Wimpern am längsten sein. Die Teilung in lange und kurze Wimpern ist also nicht mehr vorhanden und es lässt sich auch kein Unterschied im Bau der einzelnen Fortsätze feststellen.

Eine ganz eigenartige Strukturveränderung zeigt sich bei den Schillerradien. Während bei den weissen Radien eine Verlängerung der Wimpern auftritt, ist bei den Schillerradien eine Reduktion festzustellen. Diese Schillerstruktur wurde von RENSCH (1925) unter phylogenetischen, von ELSÄSSER (1925) unter physikalischen Gesichtspunkten untersucht. Es handelt sich um die Wirkung eines dünnen, farblosen und kompakten Blättchens über einer stark pigmentierten Unterlage. Die Radien selbst erfahren im Zusammenhang mit der verstärkten Pigmentierung eine Verbreiterung und zugleich eine Drehung solcher Art, dass ihre Breitseite dem Beschauer zugewendet wird. In der Lage des Drehpunktes lassen sich drei Arten unterscheiden:

1. Drehung des ganzen Radius: die Totalmodifikation.
2. Drehung des Basalstücks bis zu den Haken: die Basalmodifikation.
3. Drehung des distal der Hamuli gelegenen Stücks: die Distalmodifikation.

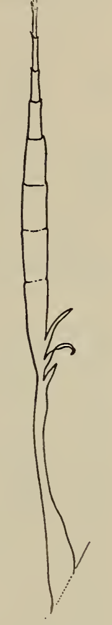


FIG. 22. Star. Schillerradius.

Die erste Art ist beim Pfau, die zweite bei den Kolibri und die dritte beim Star vorhanden. Während am häufigsten nur die Hakenradien eine Veränderung erfahren, die sogenannte einseitige Modifikation, werden beim Pfau auch die Bogenradien verbreitert, die sogenannte beidseitige Modifikation. In unserem Falle, beim Star, tritt die Schillerstruktur nur als einseitige Distalmodifikation auf. Bei dem in Figur 22 abgebildeten Radius ist das relativ kurze Basalstück, der Hamulus und die grosse Wimper auffallend. Bei den mehr basal gelegenen Radien können die zuletzt genannten Teile in doppelter Zahl vorkommen. Besonders ist die starke Ausbildung der Wimper zu erwähnen. Dies steht im Gegensatz zu den Angaben von ELSÄSSER, der diesen Teil als reduziert angibt und zur Feststellung der Modifikationsart auf die benachbarten Übergangsformen am Rande schillernder Federpartien hinweist. RENSCH lässt sogar in seiner Abbildung über die Verhältnisse bei *Lamprocolius*, die denjenigen des Stars gleich sein sollen, die Wimpern und Haken weg. Distal geht das bandförmig verbreiterte Stück

des Radius wieder in ein normal gebautes Pennulum über. Es ist aber bei den meisten Radien abgebrochen und nur bei wenigen vollständig erhalten.

Die graubraunen juvenilen und die schwarzen adulten Bogenradien sind gleich ausgebildet, während die weissen Proximalradien in der Federspitze von der Normalform abweichen. Die letzteren tragen die langen, spitzen Fortsätze wie sie schon bei den Spiess- und Hakenradien derselben Zone beschrieben wurden.

Zusammenfassend gilt beim Star:

1. Der juvenile und adulte primäre Hakenradius lassen sich von den Dunenradien herleiten.

2. Während in der juvenilen Feder die Distalradien nur in einer Form auftreten, kann adult der primäre Hakenradius sekundär in seiner Ausbildung entweder gesteigert oder reduziert werden.

Die verschiedene Entwicklung steht im Zusammenhang mit der Stellung, die der betreffende Radius zum Federganzen einnimmt. Der primäre adulte Radius ist eine Weiterentwicklung des juvenilen, indem das Basalstück kürzer und das Pennulum länger wird. Die Haken sind stärker ausgebildet und bei den Wimpern tritt eine deutliche Trennung in grosse basale und kleine endständige ein. Die bestentwickelten Hakenradien kommen in der weissen Federspitze vor. Der ganze Radius ist verbreitert und die Hamuli sind lang. Alle Wimpern sind ebenfalls stark verlängert und zeigen keine unterschiedliche Ausbildung. Das Gegenteil, die Reduktion, tritt bei den Schillerradien auf. Das Basalstück mit dem ventralen Zahn ist normal ausgebildet. Das Pennulum hingegen ist distal der Hamuli und der grossen Wimpern um 90° gedreht, bandförmig verbreitert, stark pigmentiert und besitzt keine Fortsätze. Die Pennulumspitze ist nicht umgewandelt und trägt kurze Wimpern.

3. Nur die weissen Bogenradien in der Spitze der Adultfeder zeigen einen sekundären Bau, indem dort lange, spitze Fortsätze auftreten. Die Proximalradien des schwarzen Fahnenteils und diejenigen der Juvenilfeder sind gleich ausgebildet.

III. Die Verteilung der Haken- und Bogenradien in Abhängigkeit von verschiedenen Körperregionen

Nachdem in den vorausgegangenen Kapiteln die Feder in ihre Bausteine zerlegt und diese einzeln und vergleichend untersucht wurden, soll jetzt die Gesamtfeder der Amsel mit der Verteilung ihrer einzelnen Elemente, der Dunen-, Haken- und Spiessradien betrachtet werden. Damit ist auch ein Vergleich zwischen juveniler und adulter Feder als Ganzem verbunden.

In der Arbeit von Sick wurde die zonale Verteilung der Hakenradien an den Schwungfedern klar dargestellt. Über die Konturfedern verschiedener Regionen ist mir nur die Arbeit von Hempel bekannt. Es ist deshalb von Interesse, einmal die normalen Federn bei Vertretern anderer Ordnungen in dieser Hinsicht anzusehen, um zu erfahren, ob sich irgendwelche Unterschiede zeigen.

Vorausgehend dieser vergleichenden Betrachtung sei nochmals bemerkt, dass, wie wir schon gesehen haben, bei ähnlicher Federlänge die Juvenilfedern gegenüber Adultfedern immer weniger Rami aufweisen. Es muss deshalb auf zwei Fragen geachtet werden: 1. Wie verhält sich rein flächenmässig die Verteilung der einzelnen Elemente ? 2. Wie ist die Verteilung bei entsprechenden Rami ?

Bei der Amsel zeigte sich an den Schwungfedern zwischen juvenil und adult kein Unterschied.

Bei den Brustfedern, die ja ausser Wärmeschutz und der Zeichnung keine andere Funktion auszuüben haben, sind ganz andere Verhältnisse vorhanden (Fig. 23). Beim Vergleich fällt der grosse Unterschied der beiden Flächen auf und im ersten Augenblick scheint die adulte nur die vergrösserte juvenile zu sein. Beim näheren Zusehen aber zeigen sich doch gewisse Unterschiede. Der distalste Ramus der juvenilen Feder ist im Gegensatz zur adulten hakenradienfrei. Gleich von der Spitze an verläuft bei der Adultfeder die äussere Begrenzungslinie der Hakenradienzone nahe den Enden der Rami und lässt nur eine kleine Zone für die Spiessradien übrig. Allmählich aber vergrössert sich der Abstand vom Aussenrande der Feder und damit wird der Raum für die Spiessradien

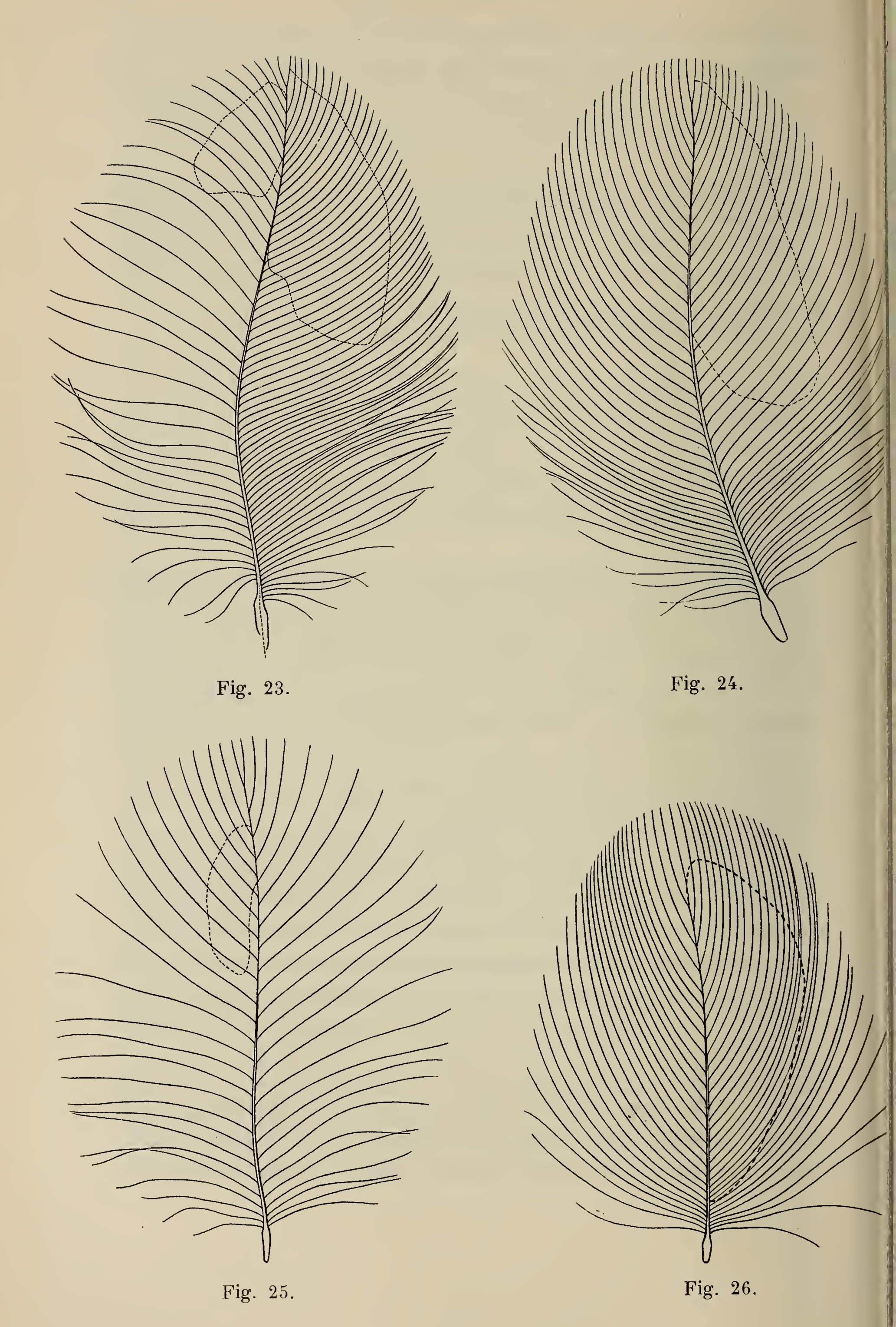


Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 26.

grösser. Im distalen Fahnenteil reicht die Hakenradienzone bis an den Schaft. Vom Momente an, wo die äussere Grenze der Fläche nicht mehr parallel zum Fahnenrand verläuft, biegt auch die innere vom Schaft ab. Der Abstand der beiden Linien vergrössert sich konstant von Federrand und Schaft, bis sie schliesslich in der Mitte eines Ramus zusammentreffen. Da die von den Linien umgebene Fläche die Zone der Hakenradien darstellt, kann man umgekehrt sagen: der erste Hakenradius tritt nicht an der Basis, sondern in der Mitte eines Ramus auf. Bei den weiter distal folgenden Rami nimmt die Zahl der Distalradien symmetrisch zur Mitte der einzelnen Rami zu. Wenn das Maximum an ausgebildeten Hakenradien erreicht ist, verläuft die Symmetrieebene nicht mehr in der Mitte der Rami, sondern sie wird ein wenig in deren proximalen Abschnitt, gegen den Schaft zu, verschoben. Bei den juvenilen Federn ist die Fläche der Spiessradien viel grösser und nur bei wenigen Rami reicht die Hakenradienzone bis an den Schaft. Wohl entstehen die ersten Distalradien in der Ramusmitte, doch verschiebt sich alsbald die Symmetrieebene der Distalradienfläche in den proximalen Abschnitt der Rami. Beim Vergleich der in ihren Nummern entsprechenden juvenilen und adulten Rami ist die verschiedene Verteilung der Hakenradien sehr deutlich zu sehen.

Bei der adulten Stirnfeder (Fig. 24) ist die Hakenradienfläche länglich gestreckt und im Gegensatz zur Brustfeder nicht so breit. Die Distalradien entstehen nicht wie bei der Brustfeder in der Mitte der Rami, sondern in deren proximalem Teil. Dadurch ist die ganze Fläche näher an den Schaft gerückt. Der Durchmesser der Hakenradienzone in der juvenilen Stirnfeder ist klein und nur wenige Rami tragen von ihrer Insertionsstelle an Distalradien (Fig. 25). Bei den übrigen aber bleibt die proximale dunige Zone immer kurz und dadurch kommt der basale Teil der Fläche noch näher an den Schaft zu liegen. Der erste Ramus ist, wie bei der juvenilen Brustfeder, nur mit Spiessradien besetzt.

Fig. 23. Die Verteilung der Hakenradien im Fahnenteil der Brustfeder der Amsel. links Juvenilfeder, rechts Adultfeder. ----- Begrenzungslinie der Hakenradienzone.

Fig. 24. Hakenradienverteilung in einer adulten Stirnfeder der Amsel.

Fig. 25. Hakenradienverteilung in einer juvenilen Stirnfeder der Amsel.

Fig. 26. Hakenradienverteilung in einer adulten Beinfeder.

Im Gegensatz zu Brust- und Stirnfeder treten bei der Beinfeder nur wenige Rami mit Dunenradien auf. Der grösste Teil der juvenilen und adulten Feder wird von der Fläche überdeckt, die die Hakenradienverbreitung darstellt (Fig. 26). Trotzdem aber erscheint die Beinfeder weniger kompakt, als die Federn aller andern Regionen.

Ein Vergleich der Verhältnisse bei der Amsel mit den von Hempel beschriebenen bei *Xantholaema* ist nur schwer möglich. Seine in Fig. 6 dargestellte Feder hat die der Juvenilfeder einer Amsel entsprechende Anzahl Rami. Die Fläche der Hakenradien bei *Xantholaema* ist weniger breit, dafür länger als bei der Amsel. Der adulten Feder gegenüber ist dieser Unterschied noch viel ausgeprägter. In allen drei Federn beginnt die Hakenradienfläche basal deutlich in der Mitte der Rami. Bei der Stirnfeder hingegen ist die Fläche gegen den Schaft hin verlagert. Die Zeichnung entspricht ziemlich genau der juvenilen. Die Unterschiede bei der Beinfeder hingegen sind viel grösser: *Xantholaema* mit kleiner, Amsel, juvenil wie adult, mit grosser Hakenradienfläche. Dass sich diese Federn bei den beiden Formen so verschieden verhalten, kann mit der Wahl des Beispiels zusammenhängen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass gerade die Beinfeder, ihrer Lage wegen, bei den verschiedenen Arten eine sehr variable Entwicklung zeigt. Bei den übrigen normalen, nicht sekundär durch verstärkte Einlagerung von Farbstoffen zum Schmuck umgewandelten Konturfedern ist im grossen und ganzen die Verteilung der Hakenradien sehr ähnlich.

Es wurden auch beim Star die Federn aus den entsprechenden Körperpartien untersucht. Wie zu erwarten war, sind auch hier die Unterschiede zwischen der juvenilen und adulten Feder vorhanden. Im Gegensatz zu denjenigen bei der Amsel sind sie aber nicht so gross und deutlich ausgeprägt.

IV. Der Afterschaft

So gross die Zahl der Arbeiten über die Federmorphologie ist, so klein ist diejenige über den Afterschaft. Meist wird er nicht beachtet oder im Falle der Untersuchung einer Spezialstruktur, als ausserhalb der Fragestellung liegend, gar nicht behandelt. Es ist dies bis zu einem gewissen Grade verständlich und auch

möglich, da er einesteils nicht bei allen Arten, andernteils, im speziellen, überhaupt nicht bei allen Federn in der gewöhnlichen Form vorhanden ist. Es ist in unserem Falle, beim Vergleich der Juvenil- und Adultfeder, nötig und interessant zu schauen, ob irgendwelche Unterschiede in der Ausbildung des Afterschaftes bei den verschiedenen Federgenerationen auftreten. Damit ist eine genaue Untersuchung der Radienverhältnisse verbunden, und als weitere Aufgabe soll versucht werden, die Stellung des Afterschaftes zur Gesamtfeder festzulegen. Da die Verhältnisse bei der Amsel und beim Wellensittich durchgeführt wurden, so stellt dies ein kleiner Beitrag zur Klärung der Frage des Afterschaftes bei zwei verschiedenen Gruppen wie den Passerini und den Psittaci dar.

Bevor mit der eigentlichen Beschreibung der Untersuchung begonnen wird, soll zuerst kurz die Literatur besprochen werden, in der auf die Afterfeder eingegangen wird.

Die ersten Angaben sind bei Nitzsch (1833) zu finden. Er schreibt: „Der Afterschaft entspringt an der unteren Seite der Feder unter dem nabelförmigen Grübchen und zwar ziemlich genau an der Stelle, an der dieses in den Hauptschaft eindringt. Er ähnelt dem Hauptschaft, sendet in gleicherweise zweiteilige Aeste aus und bildet so scheinbar eine doppelte Feder.“ Anschliessend folgt eine Aufzählung der Vögel, bei denen er vorkommt: am grössten beim Kasuar (gleich gross und dem Hauptschaft sehr ähnlich), kürzer bei den Hühnern und Tagraubvögeln, sehr klein und schwach bei den allermeisten Passerinen. Bei den Nachtraubvögeln und auch bei nicht wenigen andern Gruppen fehlt der Afterschaft, wobei an seiner Stelle einzelne Aeste auftreten. Als Federn, die keinen Afterschaft besitzen, werden die Schwung- und Steuerfedern genannt. Aus diesen rein summarischen Angaben ist zu schliessen, dass der Afterschaft primär vorhanden ist und erst sekundär reduziert wird. Über die Ausbildung dieser beiden Teile ist nur eine Übersichtszeichnung vorhanden, und in der Beschreibung wird erwähnt, dass am Afterschaft nur Dunenradien ausgebildet sind. Eine zweite Angabe ist bei Stresemann (1927) zu finden. Dieser sieht im Afterschaft oder in der Hyporhachis einerseits kein selbständiges Gefiederelement, da er ontogenetisch aus den undifferenzierten Intermediärzellen der ventralen Seite des Federkeims entsteht, während der eigentliche Schaft denjenigen der dorsalen Seite entspringt; anderseits wird der Afterschaft als Neubildung angesehen, die dem

Bedürfnis nach Verdichtung des Federkleides nachkommt, sei es, dass er wie bei den Sphenisci und Galli die Pelzdunen ersetzt, sei es, dass er diese in ihrer Aufgabe unterstützt. Von den bei fehlender Hyporhachis auftretenden Ästen wird nichts erwähnt.

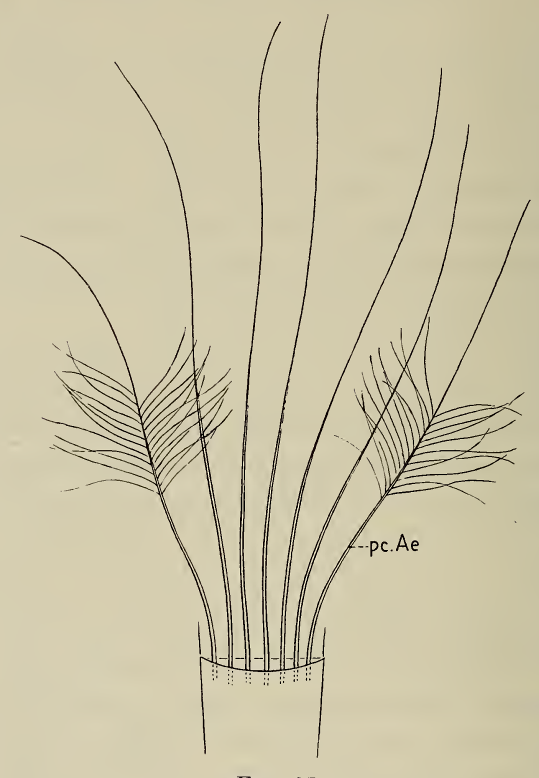


Fig. 27.
Pericalamiale Aeste (pc Ae) bei der Beinfeder der Amsel.

Aus dem Satz, dass der Afterschaft an Flugfedern nur selten andeutungsweise vorkommt, ist dies nicht zu ersehen.

Eine neue Untersuchung über die Verhältnisse des Afterschaftes ist bei Hempel (1931) zu finden. Er befasst sich eingehend mit der Verbreitung und der Ausbildung der Adultfeder bei *Xantholaema*. Es zeigte sich bei seinen Untersuchungen, dass der Ausdruck Hyporhachis oder Afterschaft nur für eine gewisse Bildung am Nabel der Feder gilt, während daneben noch, entweder an der gleichen Feder oder an andern ohne Afterschaft, Gebilde auftreten,

die ihrer Stellung und Ausbildung wegen nicht ohne weiteres zu den Rami der Dunenradienzone gezählt werden können. Sie wurden mit einem neuen Namen belegt und als pericalamiale Aeste bezeichnet. Es scheint mir ebenfalls nötig, diese Nomenklatur einzuführen, da diese Gebilde weder mit den normalen Dunenrami noch mit dem eigentlichen Afterschaft identisch, wohl aber ähnlich sind. Es sind dies die schon bei Nitzsch erwähnten Äste, welche an Stelle des Afterschaftes stehen. Im Gegensatz zu Hempel möchte ich das Wort Afterbüschel als Ausdruck für die Gesamtheit der pericalamialen Äste nicht verwenden, da unter Büschel eine Anzahl, in einem Punkte zusammengefasster Glieder verstanden wird. Bei den Ästen, die linear gelagert sind, ist dies nicht der Fall. Vergleicht man die Angaben der drei Autoren miteinander und beachtet man besonders die Zeichnungen des letztgenannten, so zeigt es sich, dass in der Ausbildung und Form des Afterschaftes Verschiedenheiten auftreten. Dies ist ein weiterer Grund, die Untersuchung der Verhältnisse bei Amsel und Wellensittich vergleichsweise mit den bestehenden Arbeiten durchzuführen. Es wäre noch die Arbeit von Miller (1924) zu erwähnen, die aber nur eine Aufzählung einiger Ordnungen und Familien mit oder ohne Afterschaft enthält.

Nach der Besprechung der Literatur sei nochmals eine kurze Definition aller Gebilde gegeben, die in der Gegend des Federnabels stehen.

Die Gesamtheit bezeichne ich als Afterfeder. Sie kann unterteilt werden:

a) pericalamiale Äste, einzelstehende, mit Dunenradien versehene Rami und

b) eigentlicher Afterschaft, am Federnabel entspringender Schaft mit mehreren Dunenrami.

Bei der Amsel wurden juvenile und adulte Konturfedern von Stirn, Flügeldecken, Brust und Bein untersucht. Die einfachsten Verhältnisse sind an der Beinfeder zu finden (Fig. 27). Ein eigentlicher Afterschaft ist weder juvenil noch adult vorhanden. Es treten nur pericalamiale Äste auf, die horizontal nebeneinander im einer Linie am Nabel inserieren. Eine besondere Basalplatte wird nicht gebildet. Die Insertion der Äste ist besonders an den juvenilen Federn gut zu sehen, wo man den Ursprung und die Ablösung von der Spule in der Nabelgegend gut verfolgen kann.

Das basale Stück der pericalamialen Äste ist radienlos, während in distalen den Dunen- und an der Spitze den Spiessradien ähnliche Radien auftreten. Der besseren Uebersicht wegen wurden die Radien an den pericalamialen Aesten nur bei den beiden äussersten

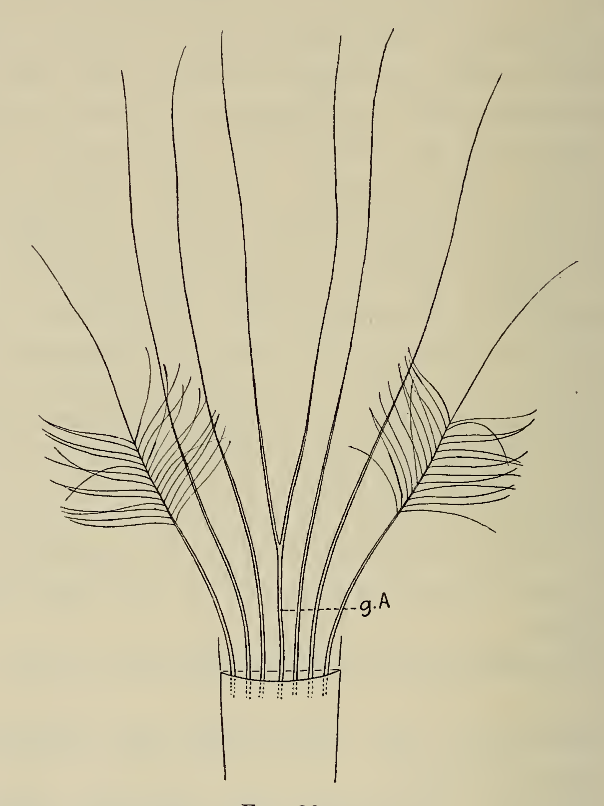


Fig. 28.
Adulte Flügeldeckfeder der Amsel. Pericalamiale Aeste mit einem gemeinsamen Anfangsstück (g. A.)

ein kleines Stück weit eingezeichnet. Es gilt dies auch für die folgenden Figuren. Es scheint mir wichtig zu erwähnen, dass bei den Radien eine alternierende Torsion der Basallamelle festzustellen ist. Im Gegensatz zu den gewöhnlichen Dunenradien wird hier aber dadurch nicht eine deutlich verschiedene Stellung der Pennula im Raum hervorgerufen, sondern trotz der Torsion überlagern sich die Radien regellos. Wie schon erwähnt, besteht als einziger Unterschied zwischen juveniler und adulter Ausbildung

nur das deutlichere Hervortreten der Verwachsstellen an der Spule. Dies ist vielleicht auf die feinere und schwächere Form der juvenilen Feder gegenüber der massiveren adulten zurückzuführen. Eine weitere Entwicklung der Afterfeder ist bei den Flügeldecken festzustellen. An der juvenilen Feder stehen die pericalamialen

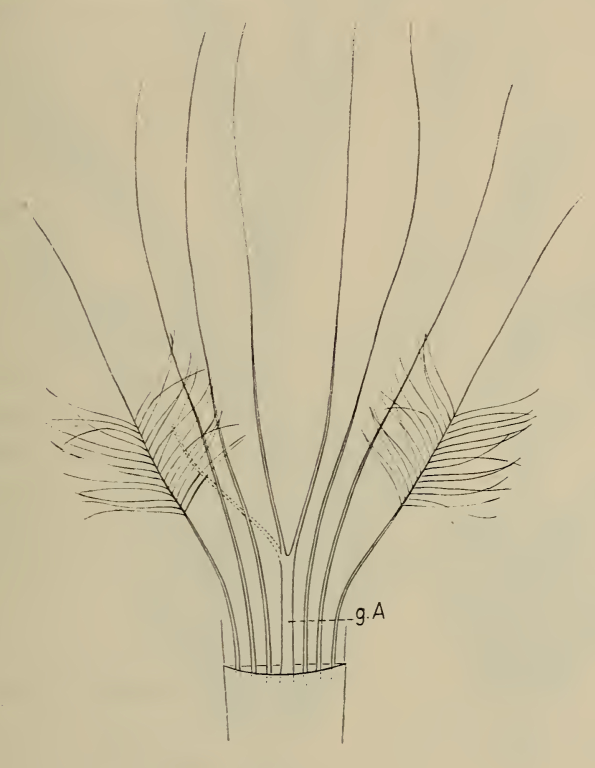


Fig. 29.
Adulte Stirnfeder der Amsel. Gemeinsames Anfangsstück mit breiterem Durchmesser.

Äste wie bei der Beinfeder wiederum isoliert. Bei der adulten Deckfeder hingegen ist neben einer Anzahl von einzelstehenden Ästen auch eine Verzweigung eines solchen zu sehen (Fig. 28). Es erhebt sich nun die Frage, ob das gemeinsame Stück als Afterschaft zu bezeichnen ist. Untersucht man mehrere Deckfedern, so sieht man, dass nicht bei allen eine solche Zweiteilung auftritt. Man muss das gemeinsame Anfangsstück, wenn nicht gerade als eine Missbildung — dagegen spricht das Auftreten bei mehreren

Federn —, so doch als etwas nicht für alle Deckfedern Spezifisches auffassen und somit als ein nicht eindeutiges Kriterium für den Afterschaft ansehen. Ferner ist im Gegensatz zum richtigen Afterschaft kein Unterschied im Durchmesser zwischen dem gemeinsamen Basalstück und den einzelnen pericalamialen Ästen festzustellen. Als Drittes sei erwähnt, dass die Äste von der Gabelstelle an eine gewisse Strecke keine Radien tragen und die folgende Radienzone sich genau so verhält wie bei einem gewöhnlichen pericalamialen Ast. Ein gewisser Unterschied zwischen juvenil und adult ist in der Länge des radienlosen Basalstücks zu sehen, das bei den adulten Federn etwas kürzer als bei den juvenilen ist. Eine weitere Stufe in der Entwicklung ist bei den Stirnfedern zu beobachten. Neben den normalen Ästen treten wieder solche auf, die ein gemeinsames Basalstück haben. Während bei den Flügeldeckfedern nur eine einfache Dichotomie vorhanden ist, können hier 3 Rami, d. h. 1 + 2 aus dem gemeinsamen Stück entspringen (Fig. 29). Ein weiterer Unterschied ist im Durchmesser zu bemerken, der etwas grösser als derjenige der einzelstehenden Äste ist. Daneben sind wieder Federn vorhanden, denen solche Bildungen fehlen und nur einzelne Äste aufweisen. Über das Längenverhältnis von Afterfeder zu Gesamtfeder in den drei bisher genannten Regionen ist zu sagen, dass die Länge der



Fig. 30.
Juvenile Brustfeder der Amsel. Ausgebildeter Afterschaft (Afsch) neben pericalamialen Aesten (pc Ae).

Afterfeder höchstens ¼ der Gesamtlänge, meist aber viel weniger beträgt. Zwischen juvenil und adult ist in dieser Beziehung kein



Fig. 31.
Adulte Brustfeder der Amsel. Gut ausgebildeter Afterschaft.

Unterschied festzustellen. Die pericalamialen Äste fallen im Vergleich mit der übrigen Feder nicht besonders auf und scheinen eher rudimentär zu sein.

Ganz anders ist der Sachverhalt bei der juvenilen und adulten Brustfeder, da beide einen gut ausgebildeten Afterschaft besitzen (Fig. 30, 31). Die pericalamialen Äste sind aber auch nicht ver-

schwunden, sondern inserieren wie bei den vorher beschriebenen Federn in horizontaler Linie nebeneinander. Als grundlegender Unterschied ist das Auftreten des Afterschaftes zu bezeichnen, der in der Mitte der Ventralseite entspringt. Während er in seinem basalen Stück keine Radien trägt, ändert sich dies in der Nähe der Abgangsstelle des ersten Ramus. Es stehen dann ebenfalls Radien am Schaft, wie dies auch bei einer gewöhnlichen Konturfeder in der Dunenradienzone der Fall ist. Im Gegensatz zu den pericalamialen Ästen gehen durch die alternierende Torsion der Basallamellen die Pennula der Radien wie bei einem normalen Dunenramus in verschiedenen Winkeln ab. Es gelten mit Ausnahme der Zone I die gleichen Bilder. Bis jetzt wurde niemals diese Tatsache der Radientorsion erwähnt. Es scheint mir dies aber ein sehr wichtiges Argument dafür zu sein, dass auch der Afterschaft kein strukturloses Rudiment ist. Nach meinen Untersuchungen stellt er vielmehr ein selbständiges und wohlstrukturiertes Gebilde dar. Zwischen juvenil und adult ist, wie bei den gewöhnlichen Dunenrami, ein deutlicher Unterschied festzustellen. Juvenil sind die Radien lockerer verteilt und das Gesamtbild ist nicht so klar. Ferner können sich die Rami des Afterschaftes bei der adulten Feder nochmals dichotom teilen, was ich bei den juvenilen nicht beobachten konnte. Wie früher gesagt wurde, ist das Verhältnis der Länge der pericalamialen Äste, mit oder ohne gemeinsames Basalstück, zu derjenigen der Gesamtfeder höchstens ¼. Der eigentliche Afterschaft hingegen ist ½ bis ¾ so lang wie die zugehörige Feder. Ein Unterschied zwischen juvenil und adult konnte in dieser Beziehung nicht festgestellt werden.

Als zweites Untersuchungsobjekt dienten die Federn des Wellensittichs aus den gleichen Bezirken wie bei der Amsel. Es zeigte sich, dass die Verhältnisse, sowohl in der Ausbildung als auch hinsichtlich der Verteilung, ganz andere sind. Die Federn aller untersuchten Regionen besitzen einen eigentlichen Afterschaft und pericalamiale Äste. Aus diesem Grunde soll zuerst generell der Aufbau der Hyporhachis, welcher für alle Federn gilt, beschrieben und erst nachträglich die Abweichungen in den verschiedenen Regionen behandelt werden.

Der Afterschaft entspringt aus der Nabelgegend mit einer mehr oder weniger langen dreieckigen gewölbten Grundplatte, die dann sich verjüngend den eigentlichen Schaft bildet (Fig. 32). Daran

inserieren in grosser Zahl die Dunenrami, welche in ihrem distalsten Teil Spiessradien tragen. Weder bei adult noch bei juvenil konnte ich eine Dichotomie der einzelnen Rami sehen. Eine Torsion der

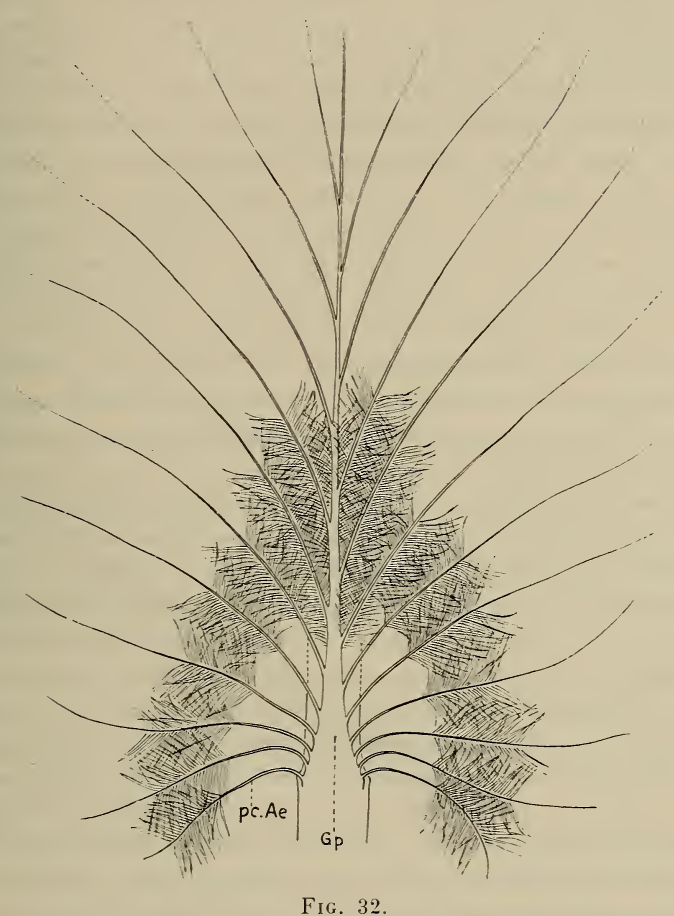


Fig. 32.
Afterschaft einer adulten Brustfeder des Wellensittichs. Gp dreieckige Grund-(Basal) platte.

Basallamellen ist ebenfalls festzustellen, wenngleich auch ihre Wirkung durch das gegenseitige Überlagern der Radien benachbarter Rami fast nicht zum Ausdruck kommen kann. Es zeigt sich der Afterschaft mehr als ein buschiges Gebilde, das deutlich zur Unterstützung der allgemeinen kleinen Dunenradienzone dient. Da die dreieckige Basalplatte fast die ganze ventrale Schaftseite

einnimmt, können die pericalamialen Äste nicht mehr horizontal inserieren. Sie stehen an den beiden Seiten des Dreiecks stufenförmig übereinander. Diese Tatsache der Insertionsstellen scheint mir ein Beweis dafür zu sein, dass die pericalamialen Äste ebenfalls zu der Afterfeder bzw. zum Afterschaft zu rechnen sind. Wäre dies nicht der Fall, so würden sie entweder unterhalb oder hinter der Basalplatte horizontal inserieren oder überhaupt fehlen. Ihr Aufbau ist der gleiche wie bei der Amsel, ein kurzer radienloser Basalteil und daran anschliessend Dunenradien mit gedrehter Basallamelle. Eine dichotome Teilung, wie sie bei den afterschaftslosen Federn der Amsel beobachtet wurde, tritt hier nirgends auf. Vergleicht man die Unterschiede zwischen juvenil und adult, so gilt das bei der Amsel Gesagte ebenfalls für den Wellensittich. Bei der adulten Feder ist der Afterschaft viel dichter, auch ist eine gewisse Regelmässigkeit in der Stellung der Radien zu erkennen. Bei der Juvenilfeder ist dies nicht der Fall. Es zeigt sich somit eine Steigerung der formalen Ausbildung von der Juvenilfeder zur Adult feder.

Ein weiteres Faktum, das bis jetzt ebenfalls nirgends erwähnt wurde, betrifft die Färbung des Afterschaftes. In allen Arbeiten, die sich mit diesem Kapitel beschäftigen, wird angegeben, dass die Pigmentierung an den Ramus und an die Haken- und Bogenradien gebunden ist. Da beim Afterschaft nur Dunenradien auftreten, sollte also eine Färbung gar nicht vorhanden sein. Dem ist aber nicht so. Beim näheren Zusehen zeigt es sich, dass die Internodien gefärbt sind. Es kann ein Zusammenhang zwischen Färbung und dem Körperbezirke, aus dem die betreffende Feder stammt, festgestellt werden. Am stärksten ist der Afterschaft der gelben adulten Stirnfeder gefärbt, wobei aber die leuchtende Farbe der eigentlichen Konturfeder nicht ganz erreicht wird. Die Abnahme der Färbungsintensität erfolgt stufenweise vom Maximum bei den Federn der Stirnpartie über die Flügeldecken, Brustpartie bis zum gerade noch feststellbaren Minimum bei den Beinfedern. Während bei der Stirnfeder allein die gelbe Farbe vorhanden ist, tritt bei den Federn der andern Partien grüngelb auf. Beim Vergleich zwischen Juvenil- und Adultfeder zeigt es sich, dass die Färbung des Afterschaftes einer Adultfeder viel intensiver ist. Interessanterweise ist sie bei der gezeichneten juvenilen Stirnfeder ebenfalls gelb, wenn auch weniger stark. Als Farbstoff kommt der gleiche,

d. h. das gelbe Lipochrom in Frage, wie es auch bei der Konturfeder auftritt.

Nach den allgemein gültigen Ausführungen über die Ausbildung des Afterschaftes soll nun im speziellen die Form der verschiedenen untersuchten Regionen beschrieben werden. Am kleinsten ist der Afterschaft bei der Bein- und Flügeldeckfeder ausgebildet. Er erreicht höchstens die halbe Länge der zugehörigen Feder. Die dreieckige Basalplatte ist kurz und die Anzahl der pericalamialen Äste klein. Bei der juvenilen Flügeldeckfeder ist das ganze Gebilde gegenüber der adulten besser entwickelt. Es treten mehr einzelstehende Äste auf und die Radien erscheinen etwas dicker. Gerade umgekehrt verhält sich die Pigmentierung, die bei der juvenilen Feder kaum wahrnehmbar, adult hingegen deutlich sichtbar ist. Die beste Entwicklung des Afterschaftes finden wir bei den Stirn- und Brustfedern. Seine Länge erreicht hier die Hälfte bis dreiviertel der Gesamtfederlänge. An den Seiten der gut ausgebildeten dreieckigen Basalplatte inserieren eine grössere Anzahl von pericalamialen Ästen. Die Fahne ist bei den adulten Federn viel buschiger und dichter als bei den juvenilen. Zur Färbung wurde bereits gesagt, dass sie adult stärker auftritt. Bei der Stirnfeder ist noch sehr deutlich zu sehen, dass adult ungefähr die distale Hälfte des Afterschaftes gefärbt ist, während juvenil die gelbe Zone nur etwas mehr als ein Drittel ausmacht.

Nachdem die Federn der verschiedenen Partien bei Amsel und Wellensittich einzeln behandelt wurden, soll abschliessend versucht werden, zusammen mit den Ergebnissen aus der Arbeit von Hempel über *Xantholaema*, die Verhältnisse der Afterfeder vergleichend zu betrachten.

Die einfachste Entwicklungsstufe tritt bei der Amsel auf. Zuerst besteht die Afterfeder nur aus den pericalamialen Ästen. Dann aber folgt eine Stufe, in welcher aus einem gemeinsamen, doch gleich dicken Anfangsstück 2 Äste entspringen. Ich glaube aber nicht, dass dieses schon als Anlage des Afterschaftes bezeichnet werden kann. Betrachtet man Fig. 36 bei Hempel, die eine Kehlfeder mit einer solchen Anlage zeigt, so muss man feststellen, dass erst die nächste Stufe bei der Amsel, d. h. wenn drei Äste ein gemeinsames Basalstück haben, ungefähr dieser Zeichnung entspricht. Während bei *Xantholaema* noch weitere Stufen in der Entwicklung zu sehen sind, ist dies bei der Amsel nicht der Fall. Bei

der Brustfeder tritt noch die letzte Stufe auf, indem dort Afterschaft und horizontal inserierende pericalamiale Äste vorhanden sind.

Im Gegensatz dazu stehen die Verhältnisse beim Wellensittich, indem alle Federn einen Afterschaft besitzen. Sein Basalstück ist dreieckig verbreitert und am langen Schaft sitzen viele Rami. Die pericalamialen Äste inserieren nicht mehr horizontal, sondern steigend. Vergleicht man die Bilder mit denjenigen von *Xantholaema*, so sieht man, dass der Wellensittich die höchste Ausbildung des Afterschaftes aufweist. Bei allen untersuchten Federn ist er in endgültiger Form schon von Anfang an vorhanden. Ferner ist die grosse Anzahl Rami zu beachten, während bei Amsel und *Xantholaema* relativ wenige vorhanden sind. Als ein weiteres Zeichen für die höchste Stufe der Entwicklung beim Wellensittich muss die Färbung der Internodien angesehen werden.

Betrachtet man vergleichend die Verhältnisse des Jugend- und Adultkleides, so ist in der Grösse des Afterschaftes kein bedeutender Unterschied festzustellen. Hingegen zeigt sich eine Steigerung in der formalen Ausbildung. Die Pennula der Dunenradien kommen beim Afterschaft der Adultfeder, gleich wie bei der normalen Konturfeder, durch die alternierende Torsion der Basallamellen in verschiedene Richtungen zu stehen. Bei der juvenilen Feder ist die Torsion wohl zu beobachten, die geregelte Anordnung aber ist nicht so stark ausgeprägt, was durch die geringere Anzahl der vorhandenen Radien bedingt ist. Zu erwähnen ist noch die Dichotomie der Rami beim Afterschaft der adulten Brustfeder der Amsel.

Eine weitere Entwicklung von juvenil nach adult zeigt die Färbung der Hyporhachis beim Wellensittich, indem diese adult viel intensiver als juvenil ist.

V. Die Pigmentierung

Zum Abschluss des vergleichend- morphologischen Teils soll die Pigmentierung der Juvenil- und Adultfedern von Amsel und Star beschrieben werden. Es ist dabei vorauszuschicken, dass nur die Pigmentverteilung in den einzelnen Radien untersucht wurde, während die Färbung der Feder als Ganzes und deren Zeichnung

erst bei den Rupfversuchen dargestellt werden. Genau wie in struktureller Hinsicht immer nur die rein makroskopischen Unterschiede angegeben werden, ist bis heute nirgends eine genaue vergleichende Untersuchung über die Verteilung des Pigments in der Juvenil- und Adultfeder zu finden.

Bei den untersuchten Formen, der Amsel und dem Star, kommt die Färbung ausschliesslich durch das Melanin zustande, während die zuweilen als Lipochrome zusammengefassten Farbstoffe nirgends vorhanden sind.

Bei Schnitten durch Federkeime konnte ich nur eine Einlagerung des Pigments in die Radien und keine Anlagerung an dieselben feststellen. Diese Anlagerung des Melanins an die Radien wurde nur von Greite (1934) beschrieben, während alle übrigen Untersuchungen, auch die meinigen, diese Tatsache nicht bestätigen können.

In neuerer Zeit wurde das Problem der Färbung der Vogelfeder von Frank (1939) behandelt. Er gibt eine Zusammenfassung aller Färbungsmöglichkeiten durch Pigment und Struktur und setzt sich eingehend mit den bestehenden Arbeiten auseinander. Das Melanin und die damit im Zusammenhang stehenden Fragen, wie z. B. die Löslichkeit, die Stellung von Phaeo- und Eumelanin zueinander und die verschiedenen Stäbchen- und Kugelformen des Pigments, werden ausführlich beschrieben und diskutiert. Aus diesem Grunde erübrigt sich für mich die nochmalige Schilderung der allgemeinen Fragen. Es soll ausschliesslich nur auf den Unterschied zwischen juveniler und adulter Pigmentierung bei der Amsel und dem Star geachtet werden.

Bei den Federn der genannten Arten lassen sich auch in Bezug auf die Pigmentierung die zwei strukturellen Abschnitte, der Dunenteil einerseits und der Fahnenteil anderseits, unterscheiden.

1. *Dunenteil.*

Während sich der Fahnenteil bei den untersuchten Arten in der Juvenil- und Adultfeder verschieden verhält, kann dies für den Dunenteil nicht behauptet werden. Die Pigmentverteilung ist sowohl juvenil wie adult gleich. Die „Proximal"- und „Distalradien" sind gleich gebaut und zeigen auch die gleiche Pigmentierung. Es ist interessant zu sehen, dass eine gewisse Abhängigkeit zwischen der Form des Basalstücks — damit auch nach den früheren

Ergebnissen mit der Stellung des einzelnen Radius am Ramus — und dessen Pigmentierung besteht. Das breite, beidseitig mit Zotten und Fortsätzen versehene Basalstück der basal an den einzelnen Rami stehenden Dunenradien ist am dunkelsten gefärbt, d. h. es sind dort grössere Mengen von Pigment eingelagert (Fig. 10). Je weiter aber die Radien von der Ramusbasis entfernt sind, desto weniger ist das Basalstück pigmentiert. Dort ist dieses nicht mehr breit, sondern langgestreckt, schmal und ohne Fortsätze. So treten in diesen distal stehenden Radien nur noch 2—3 Pigmenthaufen auf. Im Gegensatz zu den Radien des Fahnenteils ist bei den Dunenradien keine genau festgelegte Anordnung der einzelnen Pigmentflecken festzustellen.

Mit der verschieden gestalteten Ausbildung des Pennulums geht auch eine solche der Pigmentierung parallel. Wie früher schon gezeigt, lässt sich eine Entwicklungsreihe feststellen. In gleicher Weise kann man dies auch von der Pigmentierung behaupten. Im einfachsten Fall (Fig. 8 *a*) tritt das Pigment als einheitliche, undifferenzierte Masse auf und ist auf eine Stelle, den Nodus, konzentriert. Das ganze Internodium ist unpigmentiert. Mit der Weiterentwicklung des Pennulums (Fig. 8 *b*, *c*) tritt eine Auflockerung des Pigmentballens ein. Die einzelnen Stäbchen sind aber nicht isoliert sichtbar und das Pigment ist auch nicht auf das ganze Internodium verteilt. Erst bei der höchstentwickelten Form (Fig. 8 *d*) ist das ganze Internodium durch die einzelnen schwarzen Stäbchen gefüllt.

2. *Fahnenteil.*

Die Färbungsunterschiede des Gesamtfederkleides sind nach den Ergebnissen des Dunenteils von der Pigmentierung der Elemente des Fahnenteils der Konturfeder abhängig. Der besseren Übersicht wegen müssen die Verhältnisse von Amsel und Star gesondert geschildert werden.

A. Amsel.

Zum Vergleich der Pigmentierungsverhältnisse wurden die Brustfedern des neutralen Jugendkleides und des männlichen Adultkleides herangezogen. Das helle, juvenile Braun einerseits und das dunkle, adulte Schwarz anderseits stellen in diesem Falle die beiden Extreme dar.

Das in Fig. 33 dargestellte Teilstück eines juvenilen Bogenradius lässt deutlich eine sehr lockere Verteilung der kleinen Pigmentkörner und deren Lagerung erkennen. Zunächst ist die



Fig. 33.
Amsel, Brust juvenil. Teilstück eines Bogenradius.
Zk Zone des ehemaligen Zellkerns.

durchgehende Pigmentierung der einen Kante zu bemerken, während auf der gegenüberliegenden Seite sich das Pigment in Kantennähe konzentriert. Zwischen diesen beiden Pigmentansammlungen liegt etwas neben der Radiusmitte die Zone des ehemaligen Zellkerns. Die Grenze dieser Zone wird deutlich markiert durch einen Ring von Melaninkörnern, die manchmal etwas grösser

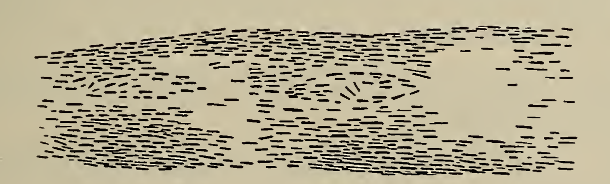


Fig. 34.
Amsel, Brust adult. Teilstück eines Bogenradius.

als die übrigen sein können. In regelmässigen Abständen treten helle, beinahe unpigmentierte Querstreifen auf, durch welche die Basallamelle in einzelne Glieder zerlegt wird. Diese Teilstücke entsprechen, wie später im histologischen Abschnitt zu sehen ist, den einzelnen Zellen, aus denen die Radien entstanden sind. Ganz anders verhält es sich mit der Pigmentierung eines adulten, schwarzen Bogenradius (Fig. 34). Zwei Unterschiede sind sofort auffallend: die viel stärkere Pigmenteinlagerung und die bedeutende Zunahme der Pigmentstäbchengrösse. Während juvenil das Melanin nur in

bestimmten Stellen eines Teilstücks gelagert ist und in den übrigen fehlt, ist ein gleiches Stück des adulten Radius überall vollkommen ausgefüllt. Die einzige Ausnahme bildet der proximalste, verbreiterte Teil, mit dem der Radius am Ramus ansetzt. Er zeigt juvenil und adult eine lockere Pigmentverteilung, doch ist aber auch dort der Unterschied in der Stäbchengrösse vorhanden. Wie juvenil, ist auch adult die Kante durch verstärkte Melanineinlagerung ausgeprägt. Die Zone der ehemaligen Zellkerne ist kaum mehr zu sehen und es ist hauptsächlich keine solch deutliche Zeichnung der Grenze festzustellen. Wie schon eingangs erwähnt, sind die Melaninstäbchen viel grösser. Sie haben mindestens dreimal die Länge der juvenilen und sind nicht hellbraun, sondern schwarz. Die Einteilung der Basallamelle in einzelne Teilstücke durch die unpigmentierten, hellen Querstreifen ist ebenfalls vorhanden.



Fig. 35.
Star, Brust juvenil. Teilstück eines Bogenradius.

Die Unterschiede der Pigmentierung zwischen juvenilem und adultem Bogenradius der Brustfeder der Amsel können folgendermassen zusammengefasst werden:

Juvenil: Lockere Pigmentverteilung, helles Pigment und kleine Korngrösse des Melanins.

Adult: Intensive Pigmentierung, dunkles Pigment und lange Melaninstäbchen.

B. Star.

Auch beim Star sind die Pigmentkörner in Stäbchenform ausgebildet. Zwischen der juvenilen und adulten Pigmentverteilung besteht ebenfalls ein grosser Unterschied.

In einem Bogenradius der Juvenilfeder liegen die Pigmentstäbchen sehr locker reihenweise nebeneinander (Fig. 35). Sowohl der Abstand zwischen den einzelnen Stäbchen als auch derjenige zwischen den Reihen ist ziemlich gross und das Melanin ist deshalb diffus verteilt. Die Zone des ehemaligen Zellkerns sowie die unpigmentierten Querbänder sind nur angedeutet und treten wenig in

Erscheinung. Das Basalstück eines Hakenradius zeigt die gleiche Pigmentverteilung. Bei den Hamuli und den Wimpern wird die Pigmentierung erst nach dem Einlegen in Canadabalsam deutlich sichtbar, während in Luft diese Fortsätze und Anhänge sehr hell erscheinen.

Ganz im Gegensatz zu juvenil steht die Pigmentverteilung in einem adulten Bogenradius (Fig. 36). Schon beim oberflächlichen Beobachten fallen die hellen, unpigmentierten Querstreifen auf.



Fig. 36.
Star, Brust adult. Teilstück eines schwarzen Bogenradius.

In den pigmentierten Stellen ist das Melanin sehr dicht gelagert und besonders an den Kanten ist die Häufung so gross, dass nur ein ganz kleiner Zwischenraum zwischen den einzelnen Stäbchen vorhanden ist. Die reihenweise Anordnung des Melanins ist aber trotz der sehr dichten Lagerung in den einzelnen Pigmentpaketen immer noch deutlich zu sehen. In der Art der Pigmentierung lassen sich an einem Proximalradius 3 verschiedene Zonen unterscheiden: die proximale Zone, das Mittelstück und das Pennulum. Im basalen Teil, also an der breiten Stelle des Radius, füllen die Pigmentpakete im Gegensatz zum Mittelstück nicht die ganze Breite aus und deshalb ist die Bänderung nicht so gut zu sehen. Während das Basalstück bis zum ventralen Zahn sehr dunkel pigmentiert ist, zeigt das Pennulum eine ganz andere Pigmentverteilung. Es ist in dieser Beziehung bei der juvenilen und adulten Feder gleich ausgebildet. Die Melaninstäbchen liegen sehr locker im ganzen Pennulum verteilt. Die Abstände zwischen den einzelnen Körnern sind unregelmässig und die Anordnung in Reihen ist nur ganz undeutlich zu sehen. Es erscheint daher das distale Radiusstück durch die aufgelockerte Verteilung des Pigments viel heller als das basale.

Bei den Hakenradien ist im Basalstück mit Ausnahme des proximalen Teils, eine durchgehende, ununterbrochene ebenfalls

sehr dichte Pigmentierung zu sehen. Bei manchen Distalradien tritt oft auch eine Unterteilung des Pigmentstreifens durch einzelne helle Querbänder ein. Doch sind diese nicht so breit und regelmässig wie bei den Bogenradien. Das distal des Ventralfortsatzes gelegene Radiusstück zeigt die Schillerstruktur (Fig. 37). Es ist stark verbreitert und im durchfallenden Licht lässt sich eine durch helle, dünne und gezackte Querlinien hervorgerufene Einteilung in einzelne dunkelbraune Rechtecke erkennen. Das ganze Gebilde

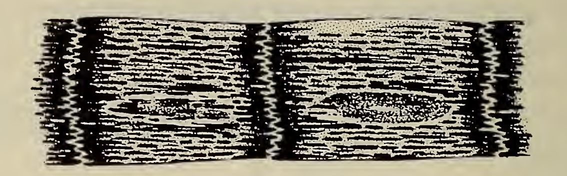


Fig. 37.
Star, Brust adult. Teilstück eines Schillerradius.

ist beinahe undurchsichtig, doch ist die Pigmentverteilung deutlich zu sehen. Wie in Fig. 37 dargestellt ist, ziehen viele Reihen von Stäbchen nebeneinander von einer Begrenzungslinie zur andern. In der Mitte eines jeden Gliedes liegt die im durchfallenden Licht hell, im Auflicht dunkel erscheinende Zone des ehemaligen Zellkerns. Das nicht umgewandelte Endstück eines Schillerradius zeigt eine lockere Pigmentverteilung. Es ist aber nur noch bei wenigen Radien vorhanden, da die Grenze zwischen dem spröden Schillerradius und diesem weniger stark pigmentierten distalsten Stück wie eine präformierte Risstelle wirkt. Es brechen hier schon bei der kleinsten Belastung die beiden Teile auseinander. Aus diesem Grunde wird oft dieses letzte Stück eines Schillerradius gar nicht beachtet.

Die Spitzen der Brustfedern sind vollkommen weiss. Nach dem Einlegen der weissen Rami und Radien in Canadabalsam ist nirgends eine Pigmentierung festzustellen. Die Umrisse verschwinden und die Radien sind nur noch ganz schwach erkennbar. Da also kein Pigment vorhanden ist, wird das einfallende Licht nicht absorbiert, sondern diffus reflektiert. Es ist interessant zu sehen, dass zur Verstärkung der Reflexion die Oberfläche des Radius nicht glatt, sondern ein wenig rauh strukturiert ist.

Im Gegensatz dazu tritt in den Radien der braunen Dorsalfederspitzen immer Pigment auf (Fig. 38). Die Radien sind gleich gebaut wie die weissen unpigmentierten der Brustfedern und tragen ebenfalls die langen spitzen Fortsätze. Der ganze Radius und die Spitzen sind mit diffus verteiltem Melanin gefüllt. Eine reihenweise Anordnung ist nur im basalen Teil, im distalen dagegen nicht genau festzustellen. Die dilute Verteilung der Stäbchen entspricht ungefähr derjenigen in der Juvenilfeder.

Im Anschluss an die Beschreibung der verschiedenen Pigmentierungsformen der Federn vom Star soll zur Ergänzung und Vervollkommnung ein kurzer Abschnitt folgen, in dem die histologischen Verhältnisse der einzelnen Federn während ihrer Entwicklung einander vergleichend gegenüber gestellt werden.

Zu diesem Zwecke wurden Querschnitte durch 10 tätige Federkeime von juvenilen und adulten Brustfedern hergestellt. Die Schnittdicke betrug 5 μ, und als Kernfärbung verwendete ich Hämatoxylin Delafield, zur Plasmafärbung Eosin oder Orange G. Durch die Wahl eines geeigneten Zeitpunktes konnte erreicht werden, dass nur der distalste Teil der Federkeims verhornt und deshalb etwas schwieriger zu schneiden war. Der ganze übrige Rest mit Weiss- und Schillerstruktur der adulten Feder bot beim Schneiden keinerlei Schwierigkeiten.



Fig. 38. Star, Rückenfeder adult. Endstück eines braun gefärbten Radius.

Wenngleich auch die Entwicklung und Ausbildung der Radien, Rami und des Schaftes von Greite (1934) sehr genau für eine normale, d. h. keine Sonderstrukturen enthaltende Feder von der Taube *(Columba domestica)* beschrieben wurde, so ist es im Interesse einer kompletten Darstellung angebracht, nochmals die einzelnen Schritte der Federentwicklung darzustellen. Die Beschreibung der ersten Stadien der Radienbildung aus den undifferenzierten Epidermiszellen des Federkeims soll sehr kurz und mehr summarisch gehalten sein. Sie ist für die juvenile und adulte Feder gleich. In der undifferenzierten, vielschichtigen Epidermis des Federkeims

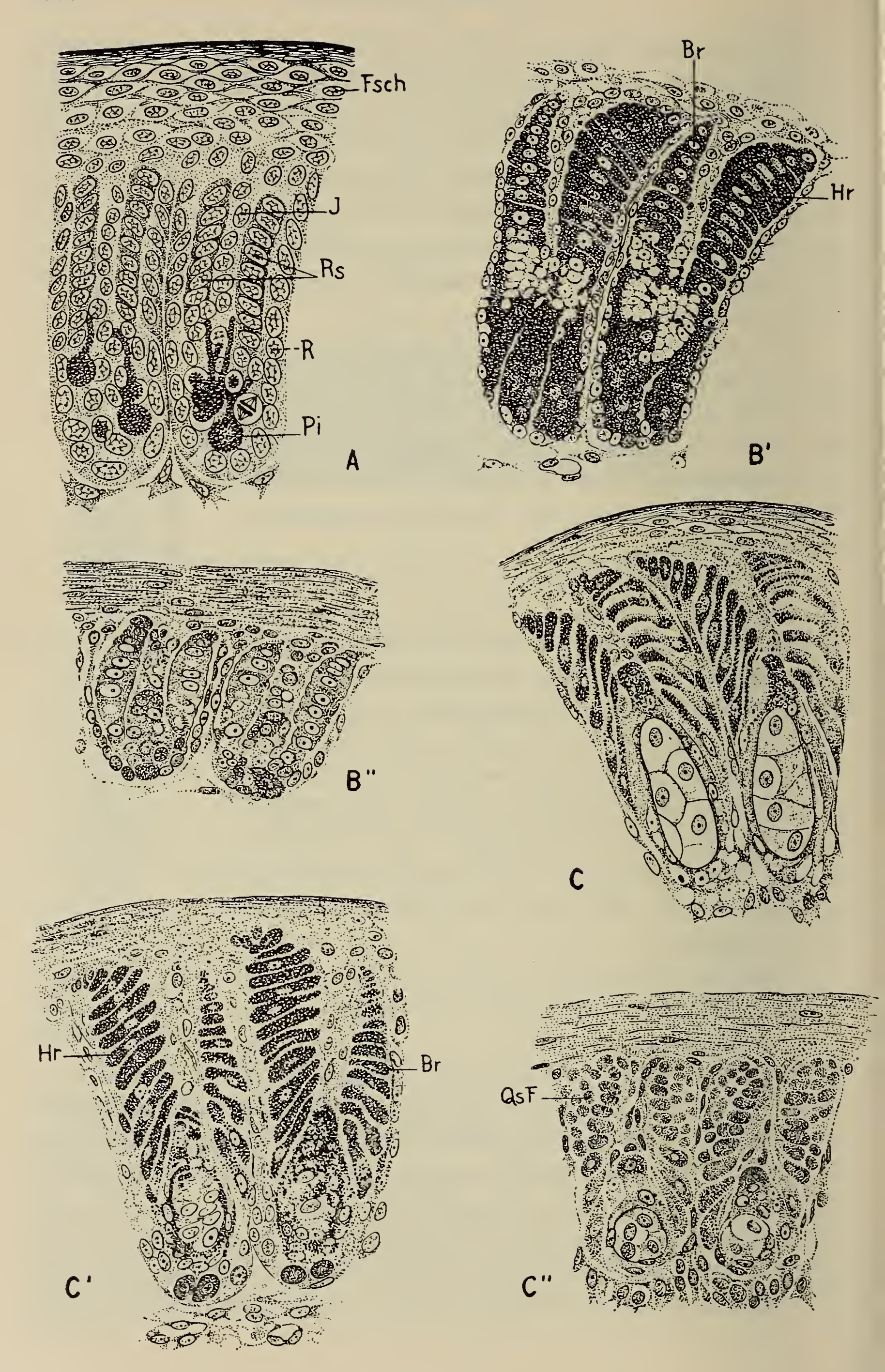


Fig. 39.

tritt durch die Bildung von Primärleisten eine Aufteilung ein. In der weiteren Entwicklung ordnen sich die Zellen so zueinander, dass in einem Querschnitt einer Primärleiste als deren Begrenzung beidseitig je eine Randplatte, innerhalb dieser zwei Radiogenplatten und zwischen den letzteren eine Interradiogenplatte zu sehen ist (Fig. 39 A). In Längsschnitten ist zu erkennen, dass dem Ausdruck Radiogenplatte nur an der Basis des Federkeims eine gewisse Richtigkeit zukommt. Allein in dieser Zone stehen die einzelnen Zellreihen senkrecht zur Federachse. Je weiter aber diese Reihen von der Basis entfernt sind, d. h. je weiter deren Entwicklung fortgeschritten ist, desto mehr biegen sie — an der Peripherie beginnend — von ihrer ursprünglich senkrechten Lage ab und kommen schliesslich beinahe parallel zur Federkeimachse zu stehen. Was also in einem distal gelegenen Schnitt zu sehen ist, kann nicht ein Querschnitt durch eine einzelne Radiogenplatte sein, sondern ein solcher durch eine Reihe von Radiogensäulen. Aus diesen Säulen entstehen in der weiteren Entwicklung die einzelnen Radien. So stellt also jedes Kästchen einen Querschnitt durch einen andern Radius dar. Bis zu dieser Entwicklungsstufe sind die Verhältnisse für die juvenilen und adulten Federn gleich. Mit Beginn der Einlagerung des Pigments aber treten Unterschiede auf, aus denen schlussendlich die verschieden gestalteten Endstadien der fertigen Radien resultieren.

Wenn im Federkeim das in Fig. 39 A dargestellte Stadium gebildet ist, haben die Pigmentzellfortsätze beinahe ihre grösste Längenausdehnung erreicht. Sie stellen Ausläufer der axial gelegenen Melanophoren dar und führen das in diesen Zellen gebildete Pigment mit sich. Das von ihnen an die einzelnen Zellen der Radiogensäulen herangeführte Melanin wird nun abgegeben und in die Zellen eingelagert. Die Juvenilfeder zeigt in ihrer weiteren Entwicklung den bei Greite und verschiedenen anderen Autoren beschriebenen Verlauf des Normalfalls der Federneubildung. Die

---

Fig. 39.

Querschnitte durch juvenile und adulte Primärleisten. A Ausgangsstadium für juvenile und schwarze adulte Radien. C Ausgebildete Juvenilradien. B′ C′ Entwicklung der schwarzen adulten Radien. B″ C″ Entwicklung der weissen adulten Radien. Br Bogenradius, Fsch Federscheide, Hr Hakenradius, I Interradiogenplatte, Pi Pigment, Q s F Querschnitt durch spitze Fortsätze, R Randplatte, Rs Radiogensäule.

einzelnen Zellen der Radiogensäulen platten sich ab und im Querschnitt erkennt man die endgültige Form der Haken und Bogenradien (Fig. 39C). Ganz anders verhält sich die Adultfeder mit den Schillerradien. Mit dem Beginn der Pigmenteinlagerung flachen sich die einzelnen Zellen der Radiogensäulen, aus denen später die Schillerradien hervorgehen, nicht ab, sondern wachsen dafür in die Breite (Fig. 39B'). Dies ist besonders im distalen Teil der Fall, sodass die ganze Säule keulenförmig aussieht. Im proximalen Teil hingegen tritt diese Verbreiterung kaum ein und die einzelnen Zellen verhalten sich wie im Normalfall. Es ist dies auch verständlich, da doch die Schillerstruktur beim Star keine Basal- sondern eine Distalmodifikation ist. Gerade in diesem proximalen Teil aber werden die normal gebauten Basallamellen geschnitten. Wohl tritt nachher eine, wie auch schon bei der Juvenilfeder erwähnte, Längsstreckung ein, so dass sie gleich lang wie diejenigen des distalen Teils werden können. Es sind aber die beiden Abschnitte immer noch sehr deutlich durch ihre charakteristische Form zu unterscheiden (Fig. 39C'). Die einzelnen Zellen verändern gleichzeitig ihre Lage und kommen beinahe parallel zum Ramus zu liegen. Im Gegensatz dazu bleiben die modifizierten Teile des Schillerradius in der mehr oder weniger senkrechten Lage zum Ramus.

Die zweite Radiogensäule der Primärleiste, aus der die Bogenradien gebildet werden, zeigt adult ebenfalls eine starke Pigmenteinlagerung. Es tritt aber keine Verbreiterung ein und die Entwicklung geht wie beim proximalen Teil der andern Hälfte vor sich. Es erübrigt sich deshalb die nochmalige Beschreibung.

Neben den Schillerradien treten bei den Adultfedern der Brustpartie in der Spitzenregion die weissen Radien auf. Schon nach dem Einlegen in Canadabalsam zeigte es sich, dass sie kein Pigment enthalten. Beim Betrachten eines Querschnittes durch eine vollständig ausdifferenzierte Primärleiste aus dieser Zone fällt besonders die Spindelform der Basallamellen im proximalen Abschnitt auf (Fig. 39B'', C''). Für den distalen Teil sind die sehr gut sichtbaren Querschnitte durch die spitzen Fortsätze charakteristisch. Die Entwicklung der weissen Radien stimmt mit derjenigen der vorher beschriebenen vollständig überein. Es tritt aber, da ja kein Pigment vorhanden ist, keine keulenförmige Ausweitung der einen distalen Zone ein. Es verhalten sich vielmehr die beiden Abschnitte gleich.

EXPERIMENTELLER TEIL

Wie schon in der allgemeinen Einleitung erwähnt wurde, gliedert sich eine Untersuchung des Problems von Jugend- und Adultkleid in zwei grosse Abschnitte. Sie sind wohl durch die Fragestellung eng miteinander verbunden, werden aber durch die anzuwendenden Methoden voneinander getrennt. In einem Falle werden morphologish, rein deskriptiv, die Unterschiede der einzelnen Strukturen und Teile juveniler und adulter Federn untersucht und beschrieben. Im andern Falle hingegen wird das Gewicht der Untersuchungen auf die entwicklungsphysiologische, experimentelle Seite gelegt. Aus den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen ist bekannt:

1. Das Juvenil- und Adultgefieder unterscheiden sich voneinander sowohl in der Struktur als auch in der Pigmentierung.

2. Die Adultfeder kann als eine, mit neuen formalen Gebilden versehene höhere Formstufe der juvenilen angesehen werden.

Betrachtet man aber neben den Endzuständen, d.h. den fertig gebildeten juvenilen und adulten Federn, auch das Gewebe, durch das diese gebildet werden, so lässt sich feststellen, dass dasselbe Gewebe zwei verschiedene, zeitlich aber hintereinander liegende Determinationen zeigt. Es muss also zwischen der Juvenilfeder mit der Juvenil- und der Adultfeder mit der Adultdetermination unterschieden werden. Das zweite Ergebnis des morphologischen Teils zeigt, dass in der ersten, juvenilen Phase die Determination noch keine abgeschlossene, in der zweiten, adulten hingegen, eine abgeschlossene ist. Mit dieser Gegenüberstellung der nicht abgeschlossenen Juvenil- und der abgeschlossenen Adultdetermination wird der ganze Fragenkomplex des zweiten, experimentellen Teils umrissen. Genauer präzisiert muss die Grundfrage des dynamischen Abschnittes lauten: Wann tritt die abgeschlossene Adultdetermination auf, und welche Entwicklungs- und Formbildungsmöglichkeiten bestehen für das federbildende Gewebe vor diesem Zeitpunkt, d.h. in dem zwischen den beiden Determinationsphasen liegenden Zeitabschnitt ?

Um das Problem des Juvenil- Adultdimorphismus noch von einer andern Seite zu lösen, wurde die Transplantation von Hautstücken versucht. Schon Nowikow (1935) deutet eine solche Versuchsanordnung an. Diese Versuche gingen von der Erwägung aus, es könnte vielleicht möglich sein, dass die Hypophyse eine gewisse Rolle im Wechsel der Struktur spielt. Wenn nun ein Hautstück eines frischgeschlüpften Tieres auf ein adultes verpflanzt wird, so würde es auf diese Weise dem adulten innersekretorischen Kreislauf unterworfen sein. Deshalb wurde versucht, ca. 4-6 cm^2 grosse Hautstücke, meist Brustpartie, von 1-2 tägigen Amseln auf einjährige gleich- und gegengeschlechtliche Amseln zu transplantieren. Die Implantate wurden sowohl geklammert als auch genäht, und gegen das Austrocknen wurde die ganze Partie mit Ringerlösung feucht gehalten, oder auch mit Silberfolien nach Angabe von Dr. Pfab bedeckt. Trotz all dieser Vorsichtsmassnahmen gelang aber keine der Transplantationen. Es scheint, dass der zu grosse Altersunterschied diese Versuche verunmöglicht. Die Tiere wurden nach der Operation in einem dunklen und geheizten Raum gehalten, um so ihre Bewegung zu verhindern, damit dadurch der Regenerationsprozess nicht gestört werde. Doch nahmen die Vögel in der Dunkelheit kein Futter. So mussten sie notgedrungen wieder ans Licht gebracht werden und damit aber begann wieder die Aktivität. Diese beiden Faktoren bewirkten, dass die implantierten Hautstücke vom 3. Tage an nekrotisierten, und am 10. Tage vollständig ausgetrocknet, abgestossen wurden.

Entsprechende Versuche an Wellensittichen und Spatzen verliefen mit dem gleichen Misserfolg.

Rupfversuche.

Bei Vögeln mit einem Jugendkleid tritt nach einer bestimmten Zeit eine sogenannte Juvenilmauser auf. Der Zeitpunkt kann sehr verschieden liegen, so dass bei den einen der Ersatz des Jugendkleides schon nach wenigen Wochen, bei den andern erst nach Monaten oder Jahren stattgefunden hat. Dazu kommt ferner noch, dass entweder alle Federn auf einmal oder die verschiedenen Körperpartien einzeln nacheinander ersetzt werden. Bei manchen Vögeln gehen verschiedene Jugendkleider dem endgültigen Adult-

kleid voraus. So erscheint der Wechsel von der Juvenil- zur Adultform ein sehr komplizierter Vorgang, bei dem in einem Falle das Adultgefieder schon nach dem ersten Jahre vollständig ist, während im andern erst nach mehreren Jahren. Es sei hier nur erwähnt, dass bei den grossen Raubvögeln 3 Jahre, bei einzelnen Möven ebenfalls 3 und beim Seeadler *Haliactus albicilla* als Maximum 4 Jahre verstreichen, bis keine juvenilen Federn mehr vorhanden sind. Allen diesen Möglichkeiten aber sind zwei Punkte gemeinsam: der Wechsel kann nur durch eine Mauser erfolgen und zweitens ist nirgends eine Dauermauser festzustellen. Die Federfollikel schalten vielmehr nach der Fertigstellung einer Federgeneration eine Ruheperiode von verschieden langer Dauer ein, bis durch sie wieder eine neue Feder gebildet und die alte ausgestossen wird.

Bei den beiden zur Hauptuntersuchung herangezogenen Formen, der Amsel und dem Star, wird nach circa 4 Monaten das gesamte Juvenilkleid mit Ausnahme der Schwingen durch das Adultkleid ersetzt.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die neuen Federn erst zu diesem Zeitpunkt in ihrer Ausbildung determiniert sind. Es kann ja ebensogut möglich sein, dass dies schon früher eingetreten war, aber nicht zum Ausdruck kommen konnte, weil vorher keine natürliche Mauser stattgefunden hatte. Mit einer geeigneten Versuchsmethode muss versucht werden, diesen einzigen Uebergang in mehrere Stufen zu zerlegen, um festzustellen, ob dieser Wechsel ein allmählicher, unter Bildung von sogenannten Umschlagsfedern, oder ein direkter und totaler ist. Damit wird auch die Frage der Determination von Struktur und Pigmentierung geklärt.

Während sich diese Fragen nur auf die Einzelfeder beziehen, soll ferner die Entwicklung aller innerhalb eines Körperbezirkes vorhandenen Federn untersucht werden. Als letzter Punkt ist das Verhalten der verschiedenen Bezirke zueinander zu prüfen. All diese Fragen können durch ein einfaches Verfahren gelöst werden, indem man künstlich den Wechsel der Federn auf einen früheren Zeitpunkt verlegt. Dies kann auf zweierlei Art geschehen. Wie aus der Literatur bekannt ist, kann durch Injektion von Thyroxin eine künstliche Mauser erzeugt werden. Doch sind die Ergebnisse der einzelnen Arbeiten oft sehr verschieden, da die injizierte Menge bei manchen Versuchen toxische Wirkungen zeigten und Deformationen an den Federn hervorriefen. Dazu kommt ferner

noch der gesteigerte Stoffwechsel, der bei den ersten Postembryonalstadien eine verstärkte Wirkung ausüben dürfte.

Es wurde aus den genannten Gründen die zweite Möglichkeit benützt, indem die Federn zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Entwicklungsstadien gerupft wurden.

Alle Arbeiten, die mir über das Problem der Juvenilmauser bekannt sind, behandeln deren Verlauf im natürlichen Zustande. Nur KUHN (1932) befasst sich experimentell in seiner Arbeit über „Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder“ mit der Bildung des Adultkleides. Durch das Rupfen der Juvenilfedern bei verschiedenen Taubenrassen und rebhuhnfarbenen Hähnen zu verschiedenen Zeiten erhielt er die Möglichkeit, die Entstehung des adulten Federkleides in einzelne Stufen zu zerlegen und die adulten Federn viel früher als im Normalfall zu erzeugen. Bei der genaueren Durchsicht dieser Arbeit zeigen sich einige Unklarheiten, die wohl durch die Wahl der Versuchstiere bedingt sind. Es war deshalb von Interesse, zur Ergänzung und zur Erweiterung der bestehenden Angaben bei andern Vogelarten nochmals Rupfversuche durchzuführen.

Material.

Zu den Untersuchungen wurden die gleichen Tiere verwendet wie im morphologischen Teil. Dazu wurde ein Vertreter aus der Ordnung der Psittaci, der Wellensittich (*Melopsittacus undulatus* Shaw), in der grünen und blauen Varietät herangezogen. Bei der blauen Spielart handelt es sich nur um eine Farbmutation der normalen grünen Federfarbe, die aber nicht durch den Zustand der Domestikation bedingt ist. Während die grüne Farbe durch das Zusammenwirken von drei Komponenten, dem Lipochrom, der Blaustruktur der Ramuszellen und der Pigmenteinlagerung zustande kommt, ist bei der blauen Varietät die Bildung des Lipochroms unterdrückt. Obwohl der Wellensittich eine domestizierte Form ist, konnte ich bei keinem der zu den Versuchen herangezogenen Tiere irgendwelche Anomalien in der Federentwicklung feststellen. Star und Amsel mit einer Brutzeitdauer von 13—14 Tagen unterscheiden sich vom Wellensittich, der 18 Tage brütet. Alle drei gehören in die Gruppe der Nesthocker und die Nestlinge sind am Schlüpftag vollkommen nackt. Dies ist die Folge des

Einsenkungsprozesses, der in den letzten Embryonaltagen vor dem Schlupfmoment stattfindet. Während die Nestlingszeit für die Amsel 14 und für den Star 20 resp. 15 Tage beträgt, ist diejenige des Wellensittichs bedeutend länger, nämlich 30—35 Tage. Mit dem Moment des Ausfliegens ist das gesamte Kleingefieder vollständig ausgebildet und das Wachstum der Schwingen verlangsamt. Die verschiedene Nestlingszeit drückt sich in der zeitlichen Entstehung des Juvenilgefieders sehr deutlich aus. Bei Amsel und Star erscheinen am 3.—4. Tag die ersten schwachen Spitzen der Schwingen, am 4.—5. Tage beginnen sich in der Haut die versenkten Anlagen des Kleingefieders deutlich durch ihre Pigmentierung abzuzeichnen und am 5.—6. Tag sind überall die durchgestossenen Federscheiden zu sehen, die sich von Tag zu Tag durch ihr Wachstum rasch vergrössern. Beim Wellensittich erscheint das Kleingefieder erst viel später.

Methode.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, wurden, um die Entwicklung des Adultgefieders verfolgen zu können, die Tiere zu einem möglichst frühen Zeitpunkt gerupft. Am 5.—6. Tage waren die Federn von Amsel und Star soweit durchgestossen, dass sie mit einer feinen Pincette ausgezogen werden konnten. Zu diesem Zeitpunkt aber gelingt die Aufzucht ausserhalb des Nestes nur sehr schwer. Kontrollversuche wurden ausgeführt und es zeigte sich, dass mit Anomalien im Wachstum der Federn zu rechnen war. Aus diesem Grunde wurden die Tiere im Nest gelassen, um somit die Garantie für eine normale Entwicklung zu erhalten. Erst ab 12. Tag wurden die Tiere künstlich aufgezogen. Da die Federn im Rupfmoment gerade am Anfang ihrer Entwicklung standen, waren sie stark durchblutet und ihr Flüssigkeitsgehalt sehr gross. Es traten zu diesem frühen Zeitpunkt durch die Rupfungen, auch wenn sie noch so vorsichtig durchgeführt wurden, oft Blutungen ein, die durch das Verletzen der zu den Federpapillen führenden Blutgefässen zustande kamen. Das federbildende Gewebe selbst wurde oft auch in Mitleidenschaft gezogen. Diese Schädigungen zeigten sich an den regenerierenden Federn, indem viele Federspitzen eine graubraune Farbe zeigten. Die häufigsten und deutlichsten Fälle fand ich bei den Federn der unteren Brust- und Bauch-

partie, während bei den übrigen Zonen die Defekte weniger zahlreich und nicht so ausgeprägt waren. Es wurden nun täglich bei verschiedenen Tieren einzelne Federn oder ganze Bezirke gerupft. Für die Untersuchungen kamen die Brust, Schulter, Flügeldecken, Stirn, Scheitel, vorderer und hinterer Rücken in Betracht. Beim Wellensittich beschränkte ich mich auf Stirn, Scheitel und vorderen Rücken. Die Rupfungen konnten bei dieser Art am 18. Postembryonaltag begonnen werden.

Beschreibung der Versuche.

Im ersten Teil dieser Arbeit wurden die Strukturunterschiede von Juvenil- und Adultfedern untersucht. Ich kann mich deshalb darüber kurz fassen und auf die früheren Ergebnisse hinweisen. Die verschiedene Melaninverteilung und die daraus resultierenden Farbnuancen wurden ebenfalls beschrieben. Es soll hier hingegen eine kurze Charakteristik der Federn der verschiedenen untersuchten Gebiete in Bezug auf ihre Pigmentierung als Ganzes, das heisst die Zeichnung der Einzelfeder, gegeben werden. Es sei vorausgeschickt, dass die Amsel in die Gruppe der Vögel eingereiht werden kann, bei denen nur zwischen dem Jugendkleid und dem weiblichen Adultkleid hinsichtlich der Pigmentierung eine gewisse Ähnlichkeit besteht. Beide zeigen, wohl in verschiedenen Nuancen, braun als Grundton. Demgegenüber ist das männliche Adultkleid in seiner vollkommen schwarzen Färbung von den beiden andern verschieden.

Amsel: Stirn-Scheitel: Die juvenilen Federn dieser Zone sind dunkelbraun gefärbt mit einer hellbraunen Partie in der oberen Federhälfte. Dieses hellere Gebiet umfasst den Schaft und die basalen Proximal- und Distalradien der in diesem Gebiet dem Schaft entspringenden Rami. Die Tatsache, dass zwei verschiedene gegeneinander aber streng abgegrenzte Färbungen vorhanden sind, lässt es zu, von einer gezeichneten Feder zu schreiben. Im Gegensatz dazu ist die Adultfeder beim Weibchen dunkelbraun gefärbt. Beim Männchen ist die Feder, wie oben erwähnt, vollkommen schwarz. Schulter, Flügeldecken, vorderer Rücken: Auch sie zeigen juvenil die gleiche Pigmentierung wie sie für die Stirn-Scheitelpartie geschildert wurde. Die Zeichnung ist entsprechend

der längeren Feder vergrössert und breiter. Die adulten Federn dieser Bezirke sind artspezifisch weiblich dunkelbraun, männlich schwarz gefärbt (Fig. 40).

Hinterer Rücken: In der hinteren Rückenpartie ist die hellbraune Zeichnung nicht mehr oder nur ganz schwach zu sehen. Die



Fig. 40.
Amsel, vorderer Rücken. *a* juvenil, *b* adult.

juvenile Feder ist einfarbig dunkelbraun, das gleiche gilt auch für weiblich adult, während männlich adult schwarz ist.

Brust: Im Gegensatz zu den bis jetzt beschriebenen dorsalen Körperregionen stehen in ihrer Pigmentierung die Federn der Brustpartie. Während der Grundton der Färbung bei den dorsalen Regionen dunkelbraun ist, tritt hier das Hellbraun auf. Es entspricht in seiner Farbe der Zeichnung in der Stirnfeder. Die Brustfedern sind nicht einheitlich gefärbt, sondern zeigen ebenfalls eine ganz bestimmte Verteilung von zwei verschiedenen Farben. Es lassen sich an einer solchen Feder drei Zonen unterscheiden: die hellgraue Dunenzone, die hellbraune Fahnenzone und die schwarze Federspitze. Da die Aufteilung bei allen Federn gleich ist, kann

auch hier von einer gezeichneten Feder geredet werden. Die Zeichnung hingegen ist anders angeordnet wie dorsal. Besonders der distale schwarze Randsaum zeigt sich, wenn auch in abgeänderter Form, als sehr bestimmtes und konstantes Merkmal. Dies geht sehr deutlich aus den Rupfversuchen hervor. Die adulte Brustfeder beim Männchen ist schwarz. Beim Weibchen hingegen lässt sich am noch nicht abgenützten Gefieder in der oberen Brustpartie eine Zeichnung durch schwarzes Pigment beobachten, die aber später nur noch ganz undeutlich vorhanden ist. Die übrigen Federn sind alle rein dunkelbraun gefärbt (Fig. 41, *a*, *d*).

Fasst man die Verhältnisse der Federn verschiedener Körperregionen in einer Übersicht zusammen, so kommt man für die Amsel zu folgendem Schema:

Region	Grundfärbung			Zeichnung	
	juvenil	adult ♂	adult ♀	juvenil	adult
Stirn	dunkel-braun	schwarz	dunkel-braun	median	
Schulter vorderer Rücken, Flügeldecken	dunkel-braun	schwarz	dunkel-braun	median	
Hinterer Rücken	dunkel-braun	schwarz	dunkel-braun		
Obere Brust	hell-braun	schwarz	dunkel-braun	schwarz distal	schwarz distal median
Untere Brust	hell-braun	schwarz	dunkel-braun	schwarz distal	

Star: Die Federn von Kopf, Rücken und Schulter sind im juvenilen Zustande einheitlich graubraun, im adulten schwarz gefärbt. Dazu kommt im Zusammenhang mit gesteigerter Pigmenteinlagerung noch die Schillerstruktur. Ein weiterer Unterschied gegenüber juvenil zeigt sich in der Federspitze. Das distale Ende einer adulten Feder ist vollkommen anders pigmentiert und strukturiert. Während juvenil die Feder an ihrem distalen Ende rund ausläuft, ist sie adult spitz oder lanzettförmig gestaltet. Wie

schon eingangs erwähnt, ist die Feder des Jugendkleides einfarbig. Adult hingegen zeigt die Federspitze eine andere Färbung als der übrige Teil, indem sie bei den dorsalen Körperbezirken dunkelbraun gefärbt ist.

In der Brustpartie lassen sich juvenil zwei verschieden gefärbte Federn unterscheiden; die einen (Fig. 42 *a*) sind grau, während bei den andern das Grau ziemlich ausgeschaltet und durch Grauweiss ersetzt wird. Diese letzteren Federn stehen am Rande der Brustpartie und besonders in der Bauchgegend. Im adulten Zustande sind die Federn der Ventralseite gleich wie diejenigen der Dorsalseite, also auch schwarz und mit Schillerstruktur. Der einzige Unterschied besteht in der Farbe der Federspitze, die bei den Brustfedern weiss ist (Fig. 42 *c*). Über ihre Struktur sind die Angaben im morphologischen Teil dieser Arbeit zu finden. Durch die regelmässige Anordnung der braunen Federspitzen auf der Dorsalseite und der weissen auf der Ventralseite entsteht das Tropfenmuster. Wie aus den Angaben über die Pigmentierung ersichtlich wird, ist das Jugendkleid des Stars einfarbig und nicht gezeichnet, während erst beim Adultkleid eine Zeichnung der Feder auftritt. Es finden sich also bei diesem Versuchstier genau die umgekehrten Verhältnisse wie bei der Amsel.

Wellensittich: Bei dieser Art können Alt- und Jungvögel sehr leicht voneinander unterschieden werden, indem man die Federn der Stirn-Scheitelpartie miteinander vergleicht (Fig. 43, *a*, *b*). Juvenil ist eine schwarze Bänderung zu sehen, die adult nicht mehr vorhanden ist. Bei der zur Untersuchung herangezogenen grünen Form wechselt immer ein grüngelber Streifen mit einem schwarzen ab. Noch deutlicher wird dies bei der blauen Varietät sichtbar, da dort der Kontrast zwischen den schwarzen und den weissen Bändern noch viel stärker hervorsticht. Im adulten Zustande sind die Stirnfedern hellgelb und bei der andern Form weiss. Bei beiden Spielarten ist die Reduktion des schwarzen Pigments in der adulten Stirnfeder charakteristisch.

Auch bei der zweiten zur Untersuchung herangezogenen Region, der vorderen Rückenpartie, ist der Unterschied zwischen juvenilem und adultem Federkleid makroskopisch sichtbar. Juvenil und adult tritt bei der vorderen Rückenpartie eine Bänderung auf. Doch sind die einzelnen Bänder, im ersten Fall nur undeutlich und

verwaschen, im zweiten aber sehr deutlich und streng, voneinander getrennt (Fig. 44, *a*, *b*). Die Verhältnisse sind am eindrücklichsten zu erkennen, wenn man die juvenile und adulte vordere Rückenpartie als Ganzes miteinander vergleicht.

Beim Wellensittich stehen uns zwei Arten von Federn zur Verfügung, bei denen einerseits eine gefärbte und gezeichnete Jugendform zu einer nicht gezeichneten Adultform, anderseits eine verwaschen gezeichnete juvenile zu einer streng abwechselnd und deutlich gezeichneten adulten wird: in einem Falle Reduktion, im andern Konzentration des Farbstoffes als Zeichen des Altersdimorphismus.

a) *Versuche an der Amsel.* Rupfen der Federn vom 5.—18. Postembryonaltag.

Es wurden bei verschiedenen Tieren einzelne oder viele Federn aus den oben genannten Bezirken successive vom 5.—18. Tage gerupft. Durch diesen gewaltsamen Eingriff wurde das federbildende Gewebe der Papille angeregt, zu aussergewöhnlicher Zeit, d. h. ausserhalb der natürlichen Mauser, eine neue Feder zu bilden. Nach den Untersuchungen von Greite und der Schule von Larionov werden zunächst die durch das Rupfen verletzten Zellen resorbiert; anschliessend beginnt die Bildung der neuen Feder. Dieser Vorgang war äusserlich erst vom 4. Tage an zu beobachten. Am 7. Tage ist der Federkeim so gross geworden, dass die neue Federspitze gerade aus dem Follikel herauszustossen beginnt. Innerhalb eines Bezirkes konnte ich zwischen den einzelnen Federfollikeln keinen Unterschied feststellen. Wohl aber verhielten sich die Bezirke als Ganzes verschieden. Alle Körperpartien zeigten eine Regenerationsfähigkeit mit Ausnahme der Zone der Stirn, des Scheitels und des hinteren Rückens. Bei diesen erscheinen weder zur normalen Zeit noch später neue Federn. Erst im Herbst, zu Beginn der eigentlichen Juvenilmauser, traten hier teilweise wieder neue Federn auf, so dass die Tiere in diesen Bezirken kahl blieben. Aus diesem Grunde fallen diese zwei Regionen für die Untersuchungen weg. Dieser Unterschied der Ergebnisse konnte aber nicht durch die Rupftechnik bedingt sein, da bei allen Versuchen in den verschiedenen Zonen die gleiche Technik angewendet wurde. Es scheint vielmehr eine Möglichkeit für diese Tatsache der reduzierten Regenerationsfähigkeit darin zu liegen,

dass diese zwei Partien direkt auf den Knochen liegen und deshalb kein grosses Untergewebe besitzen. Zwei Dinge sind bei den regenerierten Federn sofort sichtbar: der Wechsel in der Struktur und die neue Pigmentierung. Die neuen Federn aller untersuchten Bezirke zeigen nirgends mehr die juvenile Struktur. Überall ist der typische juvenile lockere Bau verschwunden und durch den straffen und kompakten adulten ersetzt. Die Federspitze ist geschwungen und zusammenhängend. Sie zeigt also ebenfalls die adulte Struktur. Auch das Ausmessen der Ramusabstände und der Winkel Ramus-Schaft ergibt die gleichen Zahlenwerte wie bei einer adulten Feder. Vorerst sei nur kurz festgehalten, dass also schon in der zweiten Generation ein Strukturwechsel stattgefunden hat.

In der Pigmentierung ist ebenfalls ein Umschlag eingetreten; doch sind die Verhältnisse nicht so einfach wie bei der Struktur. Es lässt sich deutlich eine Ungleichwertigkeit, einerseits zwischen der dorsalen und ventralen Körperseite, anderseits nur ventral zwischen cephaler und caudaler Region nachweisen. Alle dorsalen Partien, also Rücken, Schulter und Flügeldecken mit ihrer medianen Zeichnung in der juvenilen Feder zeigen schon in dieser ersten Rupfperiode die adulte Pigmentierung. Die Zeichnung ist verschwunden und die Federn weisen die geschlechtsspezifische adulte Färbung auf. Somit erfolgte der Umschlag von juveniler zu adulter Pigmentierung dorsal in einer Stufe.
Im Gegensatz stehen die Verhältnisse bei der Ventralseite. Die Federn der Brustpartie regenerierten wohl in adulter Struktur, nicht aber in adulter Pigmentierung. Sie stellen vielmehr in ihrer Färbung eine Übergangsstufe zwischen den beiden Extremen dar. Kuhn bezeichnet Federn solcher Art als Umschlagsfedern. Mit diesem Wort ist deren Stellung genau definiert und ich verwende diesen Ausdruck ebenfalls für die in der Folge zu beschreibenden Federn der Brustregion. Die Farbe der juvenilen Brustfeder ist ein sehr helles Braun und an der Federspitze tritt ein schwarzer Randsaum auf. Die Färbung der Umschlagsfedern zeigt eine gewisse Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Rupfens. Wird die Feder am 5.-6. Tage ausgezogen, so weist die nachgewachsene, adult strukturierte eine etwas dunklere braune Farbe auf wie bei juvenil. Der schwarze Saum an der Spitze hat sich gegen die Mitte hin konzentriert und reicht tiefer in die Fahnenfläche (Fig. 41 *b*). Bei den in den folgenden

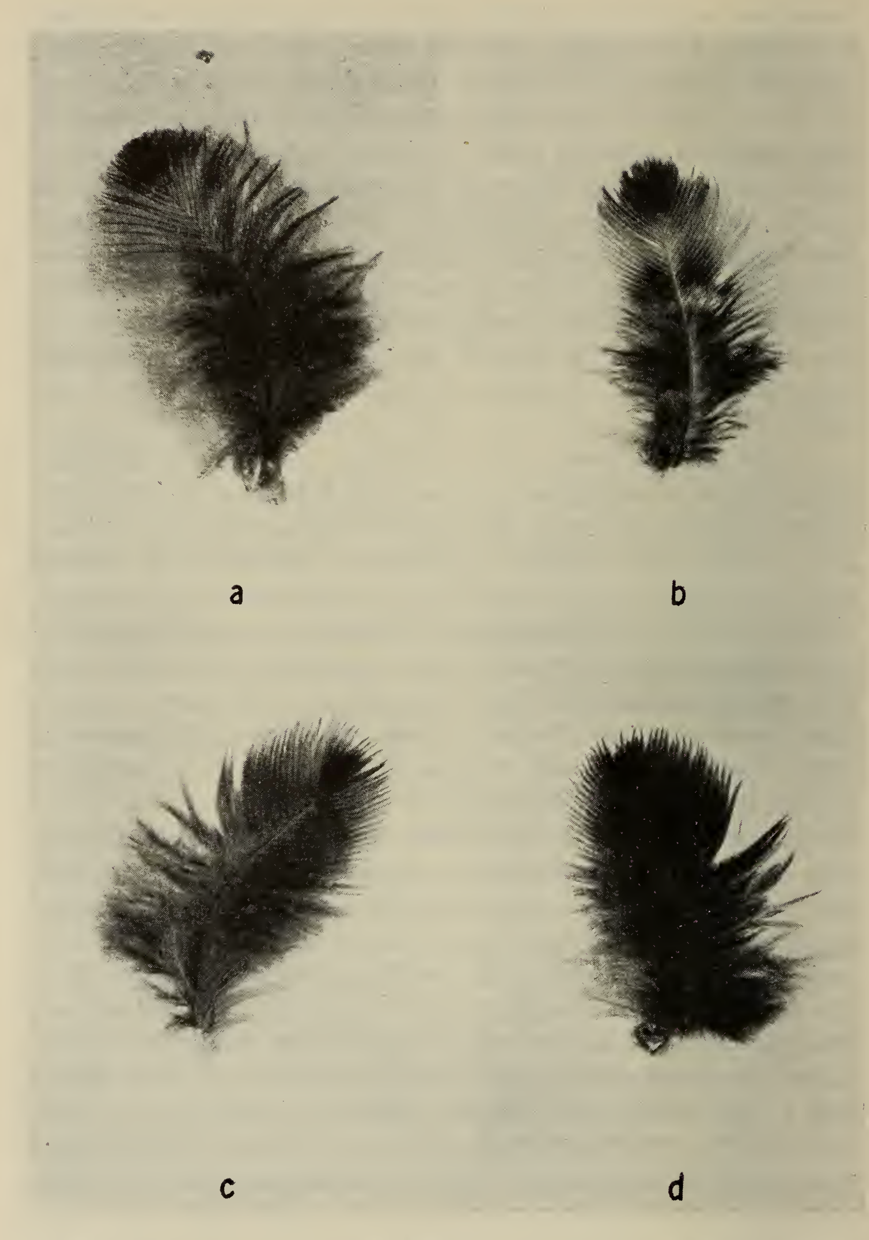


Fig. 41.
Amsel, Brust. *a* juvenil, *b* und *c* Übergang I/II, *d* adult.

Tagen gerupften Federn tritt zunächst eine Verdunklung um den schwarzen Punkt in der Mitte ein, während die übrige Fläche noch gleich gefärbt ist. Erst ungefähr vom 9.—10. Tage an ändert sich die Pigmentierung. Der schwarze Punkt in der Spitze ist schmaler und länger geworden. Die Mitte der Fahnenfläche zeigt, von der Grenze gegen die Dunenzone her aufsteigend, eine braunschwarze Pigmentierung, während die Peripherie noch dunkelbraun gefärbt ist (Fig. 41 *c*). Nach dem 10. Tage verschwindet beim männlichen Tier die braune Farbe immer mehr, und an ihre Stelle tritt die schwarze Farbe. Alle Federn, die nach dem 18. Tage gerupft werden, weisen keine Übergänge in der Pigmentierung auf, sondern zeigen eindeutig den für beide Geschlechter spezifischen Alters- und Geschlechtsdimorphismus. Die geschilderten Verhältnisse mit Umschlagsfedern gelten nur für die Brustpartie. Die caudal von ihr gelegenen Federn der Bauchgegend können keine solche Zwischenstufen bilden, sondern erscheinen nach allen Rupfungen sofort in adulter Farbe.

b) *Versuche am Star.* Rupfen vom 6.—9. Postembryonaltag.

Es wurden beim Star gleich wie bei der Amsel am 6. Tag mit den Rupfungen begonnen. Nun zeigte es sich, dass aber diese erste Serie nur bis zum neunten Tag angesetzt werden durfte. Auch bei dieser Art konstatierte ich in Bezug auf die Regenerationsfähigkeit der einzelnen Bezirke die gleichen Unterschiede wie bei der Amsel. Die Follikel der Stirn und des hinteren Rückens konnten erst wieder zur Zeit der eigentlichen Juvenilmauser teilweise neue Federn bilden. Bei den übrigen Körperpartien regenerierten alle Federn und am 7. Tage nach dem Ausrupfen stiessen die neuen Blutkiele wieder aus der Haut heraus. Die in dieser Zeitspanne vom 6.—9. Postembryonaltag gerupften Brustfedern erfahren gegenüber der Juvenilfeder nur eine kleine Veränderung der Struktur, eine grössere in der Pigmentierung. Die Federspitze der Umschlagsfeder ist etwas heller, hellweissgrau und zeigt eine der adulten Spitze ähnliche Form (Fig. 42 *b*). In dieser Ähnlichkeit, nicht Gleichheit, liegt der einzige Strukturwechsel bei dieser zweiten Generation. Darunter proximalwärts folgt eine kleine schwarz gefärbte Zone. Die Radien sind wohl schwarz gefärbt, zeigen aber noch keine Schillerstruktur. Sie sind also den im proximalen Fahnenteil der Adultfeder gelegenen schwarzen Distalradien ohne Schillerstruktur

gleichzusetzen. Weiter basalwärts liegt eine graue Partie wie bei der Juvenilfeder, doch ist die Farbe ein klein wenig dunkler. Dieser Unterschied ist aber nur ganz minim.

Ganz anders verhalten sich die regenerierenden Rückenfedern. Sie zeigen gleich wie bei der Amsel schon in ihrer zweiten Genera-



Fig. 42.
Star, Brust. *a* juvenil, *b* Übergang, *c* adult.

tion den typischen Bau der Adultfeder mit Schillerstruktur und brauner Federspitze.

Alle Federn der Brustpartie, die nach dem 9. Tage gerupft wurden, wuchsen immer in adulter Struktur und Pigmentierung nach. Sie hatten also erst zu diesem Zeitpunkt die gleiche Differenzierungshöhe im Follikel erreicht wie die Dorsalseite schon früher hatte.

c) *Versuche am Wellensittich.* Rupfen am 18. Postembryonaltag.

Im Gegensatz zu den übrigen Versuchen wurde bei dieser Art nur auf die Pigmentierung geachtet. Als Ergebnis der Rupfung von Stirn und vorderem Rücken am 18. Tage zeigte sich, dass die Federn in adulter Pigmentierung regenerierten. In der Regenerationsfähigkeit zeigte sich aber ein Unterschied gegenüber den



Fig. 43.
Wellensittich, Stirn. *a* juvenil, *b* adult.



Fig. 44.
Wellensittich, Flügeldecken. *a* juvenil, *b* adult.

andern Arten, indem hier auch die Federn der Stirn sofort regenerierten. Die Bänderung der juvenilen Stirnfeder ist verschwunden, und es ist schon in der 2. Generation die einfarbige adulte Feder vorhanden. Auch bei der Rückenpartie tritt die adulte Feder auf. Das Pigment ist auf einzelne deutliche Streifen konzentriert und die verwaschene Bänderung ist nicht mehr zu sehen. Es finden sich also beim Wellensittich die gleichen Verhältnisse vor wie beim Star und bei der Amsel.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Im vergleichend - morphologischen und experimentellen Teil wurden die Untersuchungen und die Resultate diskussionslos angegeben, während das zentrale Problem nirgends erörtert wurde. Es soll nun zum Abschluss versucht werden, die einzelnen Mosaikstücke zu einem Ganzen zusammenzufassen.

Die Vogelfeder ist eines der kompliziertesten Hautgebilde und man kann von ihr beinahe wie von einem Organ reden. Entsprechend eignet sie sich als „Testorgan", das über die verborgenen Faktoren, sowohl über Aktions- wie Reaktionssysteme, Auskunft gibt. Bei diesen Arbeiten, genetischer und entwicklungsgeschichtlicher Art, wird die Feder fast immer im Hinblick auf die Adultfeder, d. h. den Adultzustand, betrachtet. Um aber die volle Komplikation des Problems des Federkleides genau erfassen zu können, muss zuerst das Aufeinanderfolgen verschiedener Federarten, d. h. der Juvenil- und Adultfeder, in einem Follikel untersucht werden.

Am Grunde der als Federfollikel bezeichneten epidermalen Einsenkung befindet sich ein während der ganzen Lebensdauer embryonal bleibendes Gewebe: es ist das aus Federpapille und Matrix des Follikelgrundes bestehende Federblastem. Durch dieses Bildungsgewebe werden in rhythmischen Abständen immer wieder neue Federn erzeugt. Bei der näheren Untersuchung aber zeigt es sich, dass die erste Feder in ihrer Ausbildung von den folgenden sehr oft auffällig verschieden ist und man deshalb von mehreren Federfolgen reden kann. In unserem Falle stehen sich die Juvenil- und die im geschlechtsreifen Zustand vorhandene Adultfeder

gegenüber. Diese verschiedene Ausbildung der beiden Generationen weist auf einen komplizierteren Determinationsprozess innerhalb des federbildenden Gewebes hin und beweist, dass das Federblastem also nicht vom Anfang seines Bestehens an auf seine adulten Leistungen hin fixiert ist. Entsprechend den 2 Federfolgen mit ihren speziellen Formen müssen wir 2 Determinationsvorgänge annehmen. In der ersten Stufe, der Juvenildetermination, liefert das federbildende Gewebe sein erstes Produkt, die Juvenilfeder mit ihren typischen juvenilen Merkmalen : z. B. bei Amsel und Star ein durch grosse Ramus- und Radienabstände bedingter lockerer Federbau, breite und offene Form der Federspitze, einfacher Bau der Radien, Verteilung und Grösse des Pigments usw.; beim Wellensittich tritt als juveniles Merkmal der Feder die verwaschene Zeichnung auf. In der späteren, von der ersten durch eine Ruhephase getrennten Stufe der Adultdetermination, entsteht die Adultfeder. Auch für sie seien einige typischen Merkmale angeführt, so z. B.: die festgefügte, geschlechtsspezifisch gefärbte Feder der Amsel, die gezeichnete, mit Schillerradien versehene Feder des Stars, die Reduktion und Konzentration des Melanins in den Federn des Wellensittichs usw. Nachdem nun die einzelnen Stufen in der Determination des federbildenden Gewebes dargestellt wurden, erhebt sich die Frage nach dem Zeitpunkt, in dem diese Determinationen erstmals auftreten. Aus dem normalen Ablauf des Federwechsels heraus kann auf diese Frage keine eindeutige Antwort gegeben werden. Es wurde deshalb durch Rupfungen von Federn verschiedener Regionen versucht, den zwischen der Juvenil- und Adultdetermination liegenden Zeitabschnitt mit der Ruhephase des Federblastems, in kleine Abschnitte zu zerlegen, ihn gleichsam zeitlich „abzutasten“, um eine detaillierte Zeitfolge zu erhalten. Mit Ausnahme der Stirn-Scheitelpartie und des hinteren Rückens zeigten alle Federpapillen eine Regenerationsfähigkeit und traten daher viel früher als normalerweise in eine neue Funktionsphase ein.

Es kann also die Ruhephase des Federblastems in einzelnen Körperbezirken zu jeder beliebigen Zeit unterbrochen werden. Wie eigene Untersuchungen gezeigt haben, besitzt aber das federbildende Gewebe eines Follikels nicht die Möglichkeit, eine unbeschränkte Anzahl von Federgenerationen zu erzeugen. Es unterbleibt vielmehr nach dem Entfernen der 3. Generation die weitere

Federneubildung. Aus den Rupfversuchen ergab sich ferner die Tatsache, dass die Bildung einer neuen Feder nicht an die fertige Ausbildung der vorangehenden Generation gebunden ist.

Bei der Amsel erscheint die neue, experimentell viel früher provozierte Feder in allen regenerierenden Bezirken in der adulten Struktur, im Gegensatz zum Star, bei dem sich nur die Federn der Dorsalseite in dieser Weise verhalten. Die Sonderstellung der

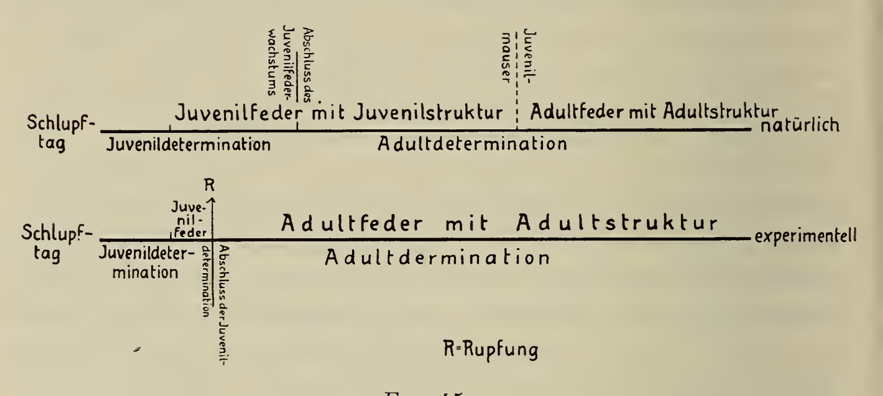


Fig. 45.
Determinationsverhältnisse der juvenilen und adulten Federstruktur der Amsel.

Ventralseite wird später bei der Pigmentierung behandelt. Die Adultdetermination ist also hinsichtlich der Struktur eine totale und es spielt dabei weder das Alter des Tieres, noch der Entwicklungszustand der ersten Federgeneration, d. h. der Juvenilfeder, eine Rolle. Vielmehr ist sie von der Federgeneration abhängig. In Figur 45 wurde versucht, die Determinationsverhältnisse der Struktur einer Konturfeder im Laufe ihrer Ontogenese schematisch darzustellen. Beim Beginn der Juvenilfederbildung muss das Federblastem eine noch nicht abgeschlossene Differenzierung, die Juvenildetermination, zeigen und diese erste Feder nach dem ersten Anlagenmuster bilden. Durch das Rupfen dieser Generation wird die erste Funktionsphase abgebrochen und die zweite eingeleitet. Da die neue Feder in adulter Struktur gebildet wird, muss also gleichzeitig mit der zweiten Aktivitätsphase des Federblastems die Juvenildetermination von der Adultdetermination abgelöst worden sein. Aus Figur 45 geht deutlich hervor, dass diese höhere Determinationsstufe schon sehr früh

vorhanden ist. Sie kann aber nicht zur Wirkung gelangen, da das Federblastem während einer Federneubildung konstant ist. Die vermehrte Federbildung, die experimentell hervorgerufen wurde, zeigt somit, dass kein längerer „Reifungsvorgang" des Federblastems vorhanden ist, wie man dies aus dem normalen Federbildungsrhythmus erwarten könnte.

Ein Vergleich mit Vögeln, die neben dem Jugend- und Adultkleid noch mehrere verschieden strukturierte Zwischenkleider bilden, d. h. keinen totalen, sondern einen graduellen Determinationsvorgang besitzen, ist noch nicht möglich, da dort noch keine Versuche zur Bildung von Extrafedergenerationen durch Rupfen gemacht wurden. Es kann aber dennoch gesagt werden, dass in struktureller Hinsicht bei der Amsel und beim Star (nur die Dorsalseite) nicht die gleichen Verhältnisse vorhanden sind, da trotz experimentell vorverlegter Juvenilmauser keinerlei Zwischenkleider auftreten.

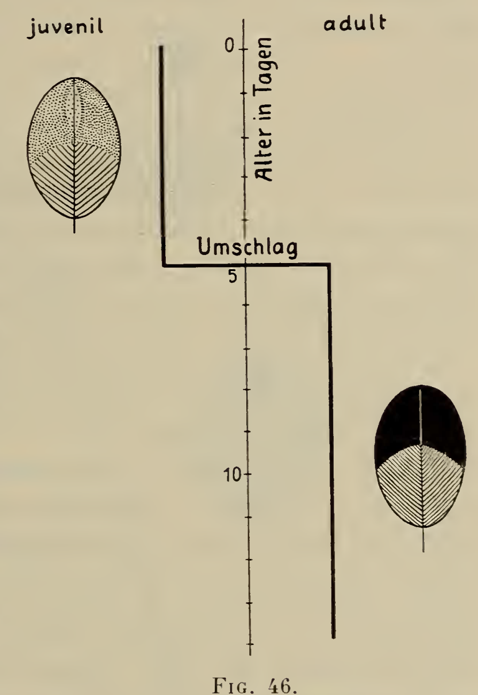


Fig. 46.
Schema für die prinzipielle Adultdetermination der Pigmentierung bei den Federn der Körperoberseite.

Nicht nur in der Struktur, sondern auch in der Färbung der Adultfeder gegenüber der Juvenilfeder tritt ein Wechsel auf. Die Adultdeterminationsverhältnisse der Pigmentierung sind nicht so einfach wie diejenige der Struktur. Ganz allgemein lässt sich zwar sagen, dass auch hier ein umfassender Determinationsvorgang vorliegt, denn die Pigmentierung der regenerierenden Federn ist von derjenigen der Juvenilfedern verschieden. Es muss aber gleich einschränkend hinzugefügt werden, dass die Determination durch das verschiedene Verhalten der Dorsal- und Ventralseite des Körpers zwei

Modifikationen aufweist. Während bei den dorsalen Körperbezirken aller untersuchten Formen die adulte Pigmentierung immer schon in der zweiten Generation zu sehen ist (Fig. 46), die Pigmentierung somit gleich wie die Struktur eine Generationsabhängigkeit aufweist, können in den ventralen Körperbezirken Umschlagsfedern erzeugt werden. Es muss also in diesem Abschnitt des Körpers eine graduelle Determination angenommen werden.

Wie aus Figur 47 zu ersehen ist, besteht hinsichtlich der Pigmentierung die Möglichkeit, während einer gewissen Zeitdauer (bei der Amsel ist sie länger als beim Star) experimentell ein anders gefärbtes Zwischenkleid zu erzeugen. In diesem Falle ist eine Abhängigkeit vom Alter des Tieres und nicht direkt von der Federgeneration anzunehmen. Dies kann aber im Verlauf der normalen Federerneuerung durch die Mauser nicht zum Vorschein kommen, da zu diesem späten Zeitpunkt die graduelle Adultdetermination der Pigmentierung längst in der Endstufe steht. Wie oben schon erwähnt, zeigen alle dorsalen Partien, also Rücken, Schulter, Flügeldecken einen frühen Pigmentierungsumschlag, die ventrale Körperseite, also die Brustzone, hingegen einen späten. Innerhalb dieser letzteren ist aber ein Unterschied zwischen cephal und caudal zu bemerken, indem die Bauchfedern keine Umschlagsfedern zu bilden vermögen.

Schon im Jugendkleid unterscheidet sich bei der Amsel und beim Star die dunklere Körperoberseite von der helleren Unterseite. Die Tatsache, dass in der Dorsalseite oft eine Verdunklung eintritt, ist nicht nur von der Amsel, sondern auch von vielen andern Arten bekannt. In diesem Zusammenhange ist es nun interessant, die verschiedenen Federn hinsichtlich ihrer Zeichnung anzusehen. Mit dem Auftreten der Adultdetermination ist oft auch ein Wechsel in der Zeichnung festzustellen, dergestalt, dass an die Stelle einer gezeichneten Feder eine einfarbige tritt. Es kann aber auch der umgekehrte Fall eintreten und drittens kann eine gezeichnete Juvenilfeder und eine ebenfalls gezeichnete Adultfeder vorhanden sein. Da alle diese Möglichkeiten bei den zu den Untersuchungen herangezogenen Arten vorhanden sind, dürfte es nicht uninteressant sein, die verschiedenen Kombinationen nebeneinander zu stellen und deren Schnelligkeit des Umschlags, d. h. prinzipielle oder graduelle Adultdetermination zu vergleichen.

Aus dieser Zusammenstellung geht deutlich hervor, dass die

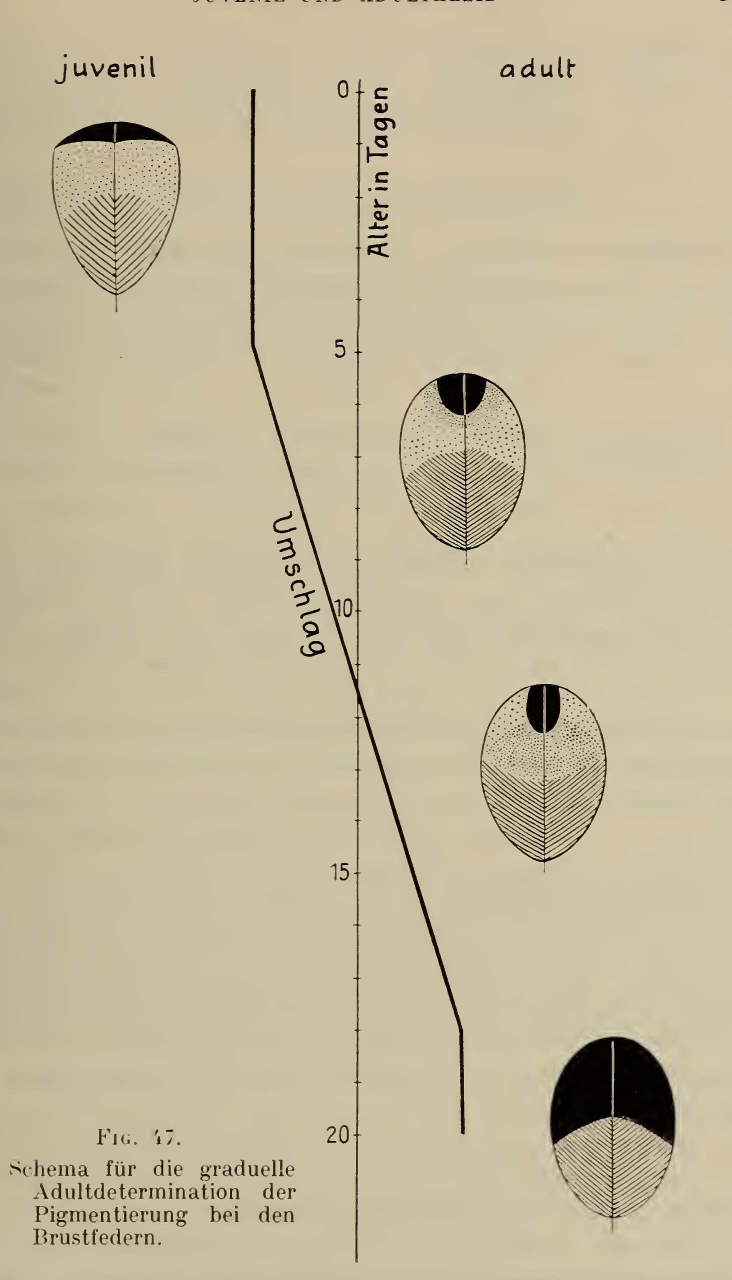


Fig. 47.
Schema für die graduelle Adultdetermination der Pigmentierung bei den Brustfedern.

Umschlagsgeschwindigkeit im Zusammenhang mit der Körperregion steht. Es besteht also die Möglichkeit, dass der Wechsel,

Art	Körperregion	Zeichnung		Umschlag
		juvenil	adult	
Amsel	vord. Rück.	gezeichnet	einfarbig	schnell
	Brust ♂	gezeichnet	einfarbig	langsam
	Brust ♀	gezeichnet	gezeichnet	langsam
Star	vord. Rück.	einfarbig	gezeichnet	schnell
	Brust	einfarbig	gezeichnet	langsam
Wellensittich	Stirn	gezeichnet	einfarbig	schnell
	vord. Rück.	gezeichnet	gezeichnet	schnell

z. B. von gezeichneter Juvenil- zu einfarbiger Adultfeder, je nach dem Körperbezirk, aus dem die betreffende Feder stammt, das eine Mal schnell, das andere Mal langsam vor sich geht. Dasselbe kann auch von den andern Kombinationen gesagt werden.

Als letzte Tatsache zeigen die Ergebnisse über die Pigmentierung, dass sich die einzelnen Follikel innerhalb eines bestimmten Bezirkes gleich verhalten, während aber zwischen den einzelnen als Ganzes keine Übereinstimmung vorhanden sein muss. Es beweist diese Angabe, dass die Adultdetermination bezirksspezifisch ist. Genau das entgegengesetzte Resultat erhielt Kuhn bei seinen Rupfversuchen an verschiedenen Taubenrassen. Wenngleich auch dieser Unterschied vielleicht als Folge einer Degeneration bei der domestizierten Form angesehen werden könnte, so zeigen aber doch diese beiden Ergebnisse, dass die Möglichkeit von verschiedenen Ausführungen besteht und gerade in Problemen über das Federkleid eine Generalisierung nicht ratsam, wenn nicht gar unzulässig ist.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde der Unterschied von Jugend- und Adultkleid an Konturfedern von Amsel und Star unter vergleichend morphologischen und physiologischen Gesichtspunkten

untersucht. Die Juvenilfeder stellt die niedrige, die Adultfeder die höher entwickelte Formstufe der vom federbildenden Gewebe im Laufe des Daseins erzeugten Federgenerationen dar.

A. *Ergebnisse des vergleichend morphologischen Teils:*

1. Ramus: Als niedrige Merkmale der Juvenilfeder gegenüber einer Adultfeder müssen gelten: die einfache Ramusinsertion, der weite Abstand zwischen den einzelnen Rami, die geringere Anzahl von Radien und der kleinere Abgangswinkel des Ramus vom Schaft.

2. Radien: Die adulten Radien sind im Vergleich zu den juvenilen viel komplizierter gebaut. Bei der Amsel, dem einfacheren Falle, stellen sie eine direkte Weiterentwicklung im Sinne einer Vervollkommnung dar. Beim Star hingegen werden die einzelnen Radien mit dem Auftreten der Schiller- und Weiss-struktur sekundär modifiziert. Die Dunenradien sind juvenil und adult gleich ausgebildet; dasselbe gilt auch von den Spiessradien der Amsel.

3. Wird die flächenmässige Verteilung der Hakenradien im Fahnenteil bei gleichlangen Juvenil- und Adultfedern beobachtet, so zeigt es sich, dass diese Fläche in den juvenilen Konturfedern aller Körperbezirke absolut und relativ kleiner ist.

4. Afterschaft: Es wurden zwei verschiedene Ausbildungsformen des Afterschaftes gefunden. In beiden Fällen ist der Afterschaft der Juvenilfeder strukturell einfacher und trägt auch weniger Radien. Als Besonderheit ist dessen Färbung beim Wellensittich zu erwähnen, welche adult viel intensiver auftritt als juvenil.

5. Pigmentierung: Die Federfarbe ist von der Pigmenteinlagerung in den Radien des Fahnenteils abhängig. In der Juvenilfeder ist das stäbchenförmige Melanin feinkörnig und es zeigt sich eine diffuse Verteilung der geringen Melaninmenge, während das in der Adultfeder in grösserer Quantität vorhandene Melanin grobkörnig und regelmässig eingelagert ist. Beim Star wird das Pigment in der weissen Brustfederspitze vollkommen reduziert, die braune Farbe der Federspitzen auf der Dorsalseite entsteht durch diffuse Melaninverteilung.

B. *Ergebnisse des experimentellen Teils:*

1. Es kann experimentell, ausserhalb der natürlichen Mauser, die Anzahl der Federgenerationen, die aus einem Follikel hervorgehen, durch rupfen erhöht werden. Dabei ist die Neubildung einer Feder nicht an die vollständige Fertigstellung der vorangehenden Generation gebunden.

2. Der Federfollikel zeigt bei der Bildung der Juvenil- und Adultfeder eine Juvenil- und eine Adultdetermination. Bei der letzteren kann zwischen einer einstufigen, gleichzeitig-totalen-prinzipiellen und einer mehrstufigen-graduellen Form unterschieden werden. Es müssen ferner im Hinblick auf die Struktur und auf die Pigmentierung der Adultfeder zwei verschiedene Komponenten innerhalb der Adultdetermination angenommen werden.

3. Die adulte Federstruktur der Amsel und des Stars (nur Rückenfedern) zeigt eine prinzipielle, zeitlich unabhängige, Determination.

4. Bei der Pigmentierung ist ein dorso-ventraler Unterschied festzustellen. Alle Adultfedern der dorsalen Körperbezirke stehen mit ihrer einstufigen Determination, denjenigen der ventralen Körperseite mit der graduellen, zeitlich abhängigen, Adultdetermination gegenüber.

LITERATURVERZEICHNIS

1935. Belsky, N. W. *Der Einfluss der Kastration auf den Wachstumsprozess und Wechsel des Gefieders bei Vögeln.* Biol. Z. bl., 55.

1927. Bloch, Br. *Das Pigment.* Handb. d. Haut- und Geschlechtskrankheiten. Bd. 1, Teil 1, Berlin. (Mit umfangreichem Verzeichnis chemischer und medizinischer Literatur.)

1915. Chandler, A. C. *A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance.* University of California Publ. in Zoology, Vol. 13.

1930. Desselberger, H. *Über das Lipochrom der Vogelfeder.* Journ.f. Ornith. LXXVIII. (Mit umfangreichem Literaturverzeichnis.)

1927. Domm, L. V. *New experiments on ovariotomy and the problem of the sex inversion of the fowl.* J. of exper. Zool., 48.

1925. Elsässer, T. *Die Struktur schillernder Federn.* Journ. f. Ornith. LXXIII.

1939. Frank, F. *Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur.* Journ. f. Ornith., 87.
1882. Gadow, H. *On the colour of feathers as affected by their structure.* Proc. Zool. Soc. London.
1923. Görnitz, K. *Versuch einer Klassifikation der häufigsten Federfärbungen.* Journ. f. Ornith. LXXI.
1925. Götz, W. H. J. *Über die Pigmentfarben der Vogelfedern.* Verh. Ornith. Ges. Bayern.
1916. Goodale, H. D. *Gonadectomy in relation to the secondary sex characters of some domestic birds.* Carnegie Inst. Wash. Publ.
1931. Greite, W. *Über Bildung und Lagerung der Melanine in der Vogelfeder.* Zool. Anz., 96.
1934. —— *Die Strukturbildung der Vogelfeder und ihre Pigmentierung durch Melanine.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 145.
1890. Haecker, V. *Über die Farben der Vogelfeder.* Arch. mikr. Anat., Bd. 35.
1931. Hempel, M. *Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körperregion, untersucht an Xantholaema rubricapilla.* Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 65.
1924. Heinroth, O. u. M. *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin 1924-28.
1937. Krätzig, H. *Histologische Untersuchungen zur Frage der Struktur- und Farbveränderungen an Federn nach künstlicher (Thyroxin-) Mauser.* Roux Archiv., Bd. 137, Heft 1.
1928. Kuhn, O. *Zur Entwicklungsphysiologie der Feder.* Nachr. d. Ges. d. Wissensch. Göttingen, Math. Phys. Klasse.
1933. —— *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux Archiv, 127.
1904. Mascha, E. *Über die Schwungfeder.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 77.
1840. Nitsch, Ch. L. *System der Pterylographie.* Halle.
1935. Nowikow, B. G. *Die Analyse der sekundären Geschlechtsunterschiede in der Gefiederfärbung bei den Sperlingsvögeln (Passeres).* Biol. Zbl., 55/56.
1918. Pézard, A. *Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux.* Bull. Sci. France-Belg., 52.
1948. Portmann, A. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere.*
1948. —— *Die Tiergestalt.*
1898. Pycraft, W. P. *A contribution towards our knowledge of the morphology of the owls I.* Transact. Linnean Soc. of London, Bd. VII.
1923. Rensch, B. *Über Samt- und Seidenstruktur der Vogelfedern.* Journ. f. Ornith. LXXI.
1925. —— *Untersuchungen über die Phylogenese der Schillerstruktur.* Journ. f. Ornith. LXXIII.

1937. Sick, H. *Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder*. Journ. f. Ornith. LXXXV.

1914. Spöttel, W. *Über die Farben der Vogelfedern*. II. *Die Färbung von Columba livia nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vogelfedern*. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie, Bd. 38.

1932. Steiner, H. *Vererbungsstudien am Wellensittich. Melopsittacus undulatus (Shaw). Ein kasuistischer Beitrag zum Domestikationsproblem*. Arch. Klaus-Stiftung, Bd. VII, Heft 1/2.

1927-34. Stresemann, E. *Aves*. Kükenthal-Krumbach, Handb. d. Zool. VII, 2. Hälfte, Berlin.

1902. Strong, R. M. *The development of colour in the definitive feather*. Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge (U.S.A.), Vol. XL.

1873. Studer, Th. *Die Entwicklung der Feder*. Inauguraldissertation, Bern.

1935. Vilter, V. *La formation de la plume et son mécanisme histologique*. XXXe Réunion de l'Association des Anatomistes.